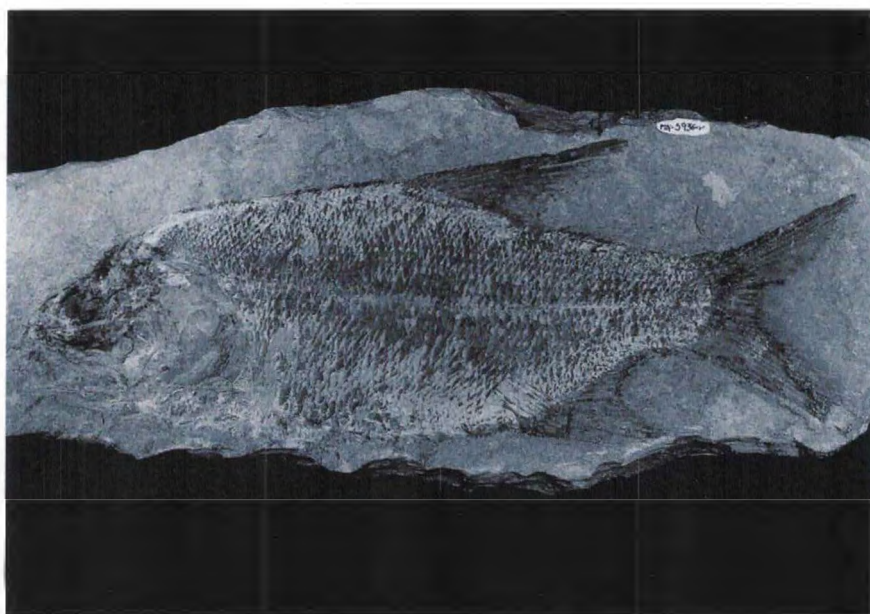


OSTEOLOGIA E SISTEMÁTICA DE *Brannerion latum* (AGASSIZ, 1841)  
(TELEOSTEI: ALBULIFORMES) DO APTIANO-ALBIANO DO  
NORDESTE DO BRASIL

RENATO STEFANI MASSA



MUSEU NACIONAL  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

2004

Zoologia 111 1302

OSTEOLOGIA E SISTEMÁTICA DE *Brannerion latum* (AGASSIZ, 1841)  
(TELEOSTEI: ALBULIFORMES) DO APTIANO-ALBIANO DO  
NORDESTE DO BRASIL

Renato Stefani Massa

DISSERTAÇÃO APRESENTADA AO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM  
ZOOLOGIA DA UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO COMO  
PARTE DOS REQUISITOS NECESSÁRIOS À OBTENÇÃO DO GRAU DE  
MESTRE EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - ZOOLOGIA

ORIENTADOR: Dr. SERGIO ALEX KUGLAND DE AZEVEDO

CO-ORIENTADORA: Dra. VALÉRIA GALLO DA SILVA

BANCA EXAMINADORA:

Valéria Gallo da Silva

Alexander W. A. Kellner

Saulo Marques M. Brito

RIO DE JANEIRO - RJ - BRASIL

2004

## FICHA CATALOGRÁFICA

MASSA, RENATO STEFANI

Osteologia e sistemática de *Brannerion latum* (Agassiz, 1841) (Teleostei: Albuliformes) do Aptiano-Albiano do Nordeste do Brasil.

Rio de Janeiro. UFRJ, Museu Nacional, Pós-graduação em Zoologia, 2004.

v, 82p.

Dissertação: Mestre em Zoologia

Palavras-chave:

1. *Brannerion*; 2. Elopomorpha; 3. Eocretáceo; 4. Osteologia; 5. Filogenia

I. Universidade Federal do Rio de Janeiro – Museu Nacional - Pós-graduação em Zoologia

II. Dissertações

## AGRADECIMENTOS

À Dra. Valéria Gallo da Silva, que, além da orientação e amizade, demonstrou uma paciência sobre-humana, especialmente no período final de confecção deste trabalho.

Ao Dr. Sergio Alex K. de Azevedo, pela orientação e apoio.

Ao Dr. Alexander W. A. Kellner e à Dra. Marise S. Salgado de Carvalho, pela ajuda com o material, e por se mostrarem sempre solícitos.

Ao Prof. Francisco Figueiredo, pela amizade, apoio e pelas inúmeras e valiosas dicas que contribuíram para a confecção deste trabalho.

Ao Dr. Paulo M. Brito, pela ajuda com a bibliografia e pelo apoio.

Ao Biólogo Hugo Ricardo S. Santos, por algumas fotografias, pelas dicas nos *softwares* e por mostrar-se sempre solícito.

Aos estagiários do Laboratório de Ictiologia (IBRAG-UERJ): Anita, Hilda, Lupa e Pablo, pela ajuda e amizade.

A todos os meus amigos, em especial a galera da turma de 1997, a mais divertida turma de Biologia em todos os tempos.

À minha família, pelo carinho, apoio incondicional e compreensão.

E, finalmente, a todos que, de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho e que, porventura não tenham sido mencionados.

## LISTA DE FIGURAS:

Figura 1: Concreção da Formação Codó (DGM 432-P)	71
Figura 2: Concreção da Formação Santana (MN 5930-V)	71
Figura 3: Teto craniano de <i>B. latum</i> em vista dorsal (Pz.UERJ 481)	72
Figura 4: Teto craniano de <i>P. cearensis</i> em vista dorsal	72
Figura 5: Teto craniano de <i>E. saurus</i> (esquerda) e <i>A. vulpes</i> (direita), em vista dorsal	73
Figura 6: Neurocrânio de <i>B. latum</i> em vista lateral (Pz.UERJ 480)	74
Figura 7: Neurocrânio de <i>P. cearensis</i> em vista lateral. A seta indica a localização da ponte pró- ótico/intercalar	75
Figura 8: Neurocrânio de <i>A. vulpes</i> em vista lateral	75
Figura 9: Neurocrânio de <i>E. saurus</i> em vista lateral	75
Figura 10: Série opercular e infra-orbital de <i>B. latum</i> . Pré-opérculo em destaque	76
Figura 11: Maxila superior de <i>B. latum</i>	76
Figura 12: Mandíbula de <i>B. latum</i>	76
Figura 13: Reconstituição do <i>suspensorium</i> de <i>B. latum</i> (DGM 721-P)	77
Figura 14: <i>Suspensorium</i> . Da esquerda para a direita: <i>P. cearensis</i> , <i>E. saurus</i> e <i>A. vulpes</i>	78
Figura 15: Coluna vertebral de <i>B. latum</i> . Fotografia superior, MN 5930-V. Fotografia inferior, MN 5929-V. Ossos epipleurais em destaque	79
Figura 16: Detalhe da ornamentação de um centro vertebral de <i>B. latum</i>	79
Figura 17: Ossos supraneurais e pterigióforos da nadadeira dorsal de <i>B. latum</i> (Pz.UERJ 481)	80
Figura 18: Pterigióforos da nadadeira anal de <i>B. latum</i> (MN 5929-V)	80
Figura 19: Reconstituição do esqueleto caudal de <i>B. latum</i> . Fotografia superior: MN 5929-V; fotografia inferior: Pz.UERJ 480	81
Figura 20: Cladograma obtido na análise cladística dos Albuliformes	82

# SUMÁRIO

**Resumo 3**

**Abstract 5**

## **I- INTRODUÇÃO: 6**

*†Brannerion, um breve histórico 6*

*Geologia - A Formação Santana e a Formação Codó 11*

## **II. MATERIAL E MÉTODOS: 16**

**1. Material Fóssil 16**

**2. Material Recente 20**

**3. Preparação do Material Fóssil 21**

**4. Metodologia Cladística 25**

## **III. DESCRIÇÃO: 29**

**Características Gerais 29**

**NEUROCRÂNIO 30**

**SÉRIE OPERCULAR 40**

**SÉRIE CIRCUMORBITAL 42**

**MAXILA SUPERIOR 43**

**MANDÍBULA 44**

**SÉRIE HIOPALATINA 46**

**BARRA HIÓIDE 49**

**CINTURAS, NADADEIRAS E COLUNA VERTEBRAL 50**

**ESQUELETO CAUDAL 52**

**ESCAMAS 54**

**IV. RESULTADOS E DISCUSSÃO: 54**

---

**1. Osteologia e Taxonomia 54**

---

**2. Filogenia 59**

---

**V. CONCLUSÕES: 63**

---

**VI. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS: 64**

---

**VII. APÊNDICE: 70**

---

**Matriz de Caracteres versus Táxons 70**

---

## Resumo

†*Brannerion latum* (Agassiz, 1841) é um peixe Elopomorpha de médio porte, com ocorrência nas formações Santana e Codó, respectivamente do Cretáceo Inferior das bacias do Araripe e do Parnaíba, Nordeste do Brasil. Embora há muito estudada, a osteologia desta espécie carecia de uma descrição mais detalhada. Além disso, o posicionamento filogenético do táxon também era incerto: alguns autores o consideravam como *Albuloidei incertae sedis*; outros como um plésion de *sedis mutabilis* dentro de *Albuliformes*; outros ainda, em um senso mais restrito, como *Elopidae* ou como *Albulidae*. No presente trabalho, o peixe *B. latum* foi descrito em detalhes com enfoque comparativo aos táxons recentes *Albula vulpes* (Linnaeus, 1758) e *Elops saurus* Linnaeus, 1766 e ao táxon fóssil *Paraelops cearensis* Silva Santos, 1971, considerando a similaridade osteológica entre eles. Adicionalmente, buscou-se refinar a sistemática de *B. latum* através de uma análise filogenética nos moldes cladísticos. Para tal, foram utilizados como grupo interno os táxons de *Albuliformes*: *A. vulpes*; †*Baugeichthys caeruleus* Filleul, 2000; †*B. latum*; †*Deltaichthys albuloides* Fielitz & Bardack, 1992; †*Farinichthys gigas* Gallo & Figueiredo, 2002; †*Lebonichthys gracilis* (Davis, 1887); †*Osmeroides lewesiensis* (Mantell, 1822); †*P. cearensis*; †*Phosphonatator oxyrhynchus* Cavin *et al.*, 2000; e como grupo externo, *E. saurus*. Nesta análise preliminar, foram obtidas três árvores igualmente parcimoniosas (C = 115 passos; ic = 0,88; ir = 0,87). A árvore de consenso estrito resultou em sete nós para nove táxons terminais (C = 115 passos; ic = 0,88; ir = 0,87). A topologia encontrada *B. caeruleus* + (*B. latum* + (*P. cearensis* + (*O. lewesiensis* + *L. gracilis* *P. oxyrhynchus* + (*D. albuloides* + (*A. vulpes* + *F. gigas*)))))) sugere que *B. latum* é



um táxon basal de um clado composto pelos Albuliformes, com exceção de *B. caeruleus*.

## Abstract

†*Brannerion latum* (Agassiz, 1841) is a medium elopomorph fish occurring in the Santana and Codó formations, respectively from the Lower Cretaceous of the Araripe and Parnaíba basins, Northeastern Brazil. Although this species was studied a long time ago, a detailed description of its osteology was lacking. In addition, its phylogenetic position was dubious: some authors classified the species as an *Albuloidei incertae sedis*; other authors, as a plesion of *sedis mutabilis* within the Albuliformes; and some other authors put it in the Elopidae or Albulidae families. In the present dissertation, *B. latum* was described under a comparative point of view with the extant taxa *Albula vulpes* (Linnaeus, 1758) and *Elops saurus* Linnaeus, 1766, and the extinct taxon *Paraelops cearensis* Silva Santos, 1971. This comparison was based on the osteological similarity among those taxa previously verified. In addition, the systematic of *B. latum* was reviewed and a refined cladistic analysis was accomplished. Nine terminal taxa of Albuliformes composed the ingroup: *A. vulpes*; †*Baugeichthys caeruleus* Filleul, 2000; †*B. latum*; †*Deltaichthys albuloides* Fielitz & Bardack, 1992; †*Farinichthys gigas* Gallo & Figueiredo, 2002; †*Lebonichthys gracilis* (Davis, 1887); †*Osmeroides lewesiensis* (Mantell, 1822); †*P. cearensis*; †*Phosphonatator oxyrhynchus* Cavin et al., 2000; *E. saurus* was used for outgroup. This analysis produced three equally parsimonious trees (L = 115 steps; ci = 0.88; ri = 0.87). The strict consensus tree found seven nodes for nine terminals (L = 115 steps; ci = 0.88; ri = 0.87). The topology founded (*B. caeruleus* + (*B. latum* + (*P. cearensis* + (*O. lewesiensis* + *L. gracilis* *P. oxyrhynchus* + (*D. albuloides* + (*A. vulpes* + *F. gigas*)))))) suggests that *B. latum* is a basal taxon of a clade composed by all Albuliformes except *B. caeruleus*.

## I- INTRODUÇÃO:

### †*Brannerion*, UM BREVE HISTÓRICO

O gênero †*Brannerion* Jordan, 1919 abarca duas espécies nominais de peixes elopomorfos, conhecidos exclusivamente para o Eocretáceo do Brasil. Trata-se de um grupo de pequeno porte (comprimento total de cerca de 50cm), com corpo ligeiramente alto, cabeça curta, dentes molariformes, nadadeiras dorsal e anal com bases longas e alguns raios bastante alongados. Sua presença na fauna cretácea do Brasil é relativamente rara e o material coletado provém de duas unidades litoestratigráficas, formações Santana (Aptiano-Albiano da Bacia do Araripe) e Codó (Aptiano-Albiano da Bacia do Parnaíba).

O histórico do gênero é bastante complexo, tal como sua taxonomia, e, até hoje, pouquíssimos trabalhos foram publicados sobre sua anatomia (Jordan & Branner, 1908; Jordan, 1919; Jordan, 1923; Silva Santos & Valença, 1968; Blum, 1991).

Inicialmente, Agassiz (1841) descreveu os primeiros peixes fósseis da Formação Santana em uma nota sem ilustrações. Neste trabalho, foram nomeados cinco gêneros e sete espécies, entre elas *Rhacolepis buccalis*, *R. brama*, *R. latus* e *Calamopleurus cylindricus*.

Jordan & Branner (1908) realizaram um estudo sobre os peixes fósseis do Estado do Ceará, contendo a descrição de 11 espécies, sendo quatro delas novas. Destas 11 espécies, duas são de interesse para o presente trabalho: *Calamopleurus vestitus* e *Rhacolepis latus*.

Considerado como uma nova espécie de Elopidae, *Calamopleurus vestitus* teve sua descrição baseada em um único exemplar preservado em um nódulo calcário. O exemplar consistia no contorno do corpo do peixe, numa

porção do crânio e num conjunto de escamas, que Jordan & Branner (1908) identificaram como ciclóides, similares às de *Calamopleurus cylindricus*, porém, de maiores proporções. Os autores observaram que essa espécie diferia da espécie-tipo de *Calamopleurus* (*C. cylindricus*) pelo tamanho do pré-opérculo, que se apresentava muito menor do que na espécie conhecida, e escolheram o epíteto específico de *Calamopleurus vestitus*, pois, ao contrário da espécie-tipo, o exemplar apresentava seu corpo totalmente coberto por escamas. Outras características de *Calamopleurus vestitus* apontadas por Jordan & Branner (1908) são: cabeça curta, cuja maior altura é aproximadamente igual ao seu comprimento; presença de três placas pós-orbitais; braço vertical do pré-opérculo inclinado para frente; opérculo tão longo quanto alto; 28 escamas ao longo da linha lateral até o início da nadadeira dorsal, oito em série vertical da origem da dorsal até a linha lateral, 10 a 12 entre a linha lateral e origem da nadadeira pélvica; ausência de placa gular. Em *Calamopleurus cylindricus*, há cerca de 32 escamas ao longo da linha lateral até o início da dorsal, cerca de 15 acima da linha lateral e 18 a 20 abaixo da mesma.

Os autores ainda relatam a existência de um nódulo contendo a porção posterior de um segundo exemplar, que seria referido a *C. vestitus*, devido às dimensões das escamas. Com base na descrição acima, pode-se verificar a ausência de informações anatômicas mais precisas, provavelmente devido ao estado de preservação do material.

Sobre a outra espécie citada anteriormente, *Rhacolepis latus* Agassiz, 1841, o trabalho contém apenas um breve relato da ocorrência de fragmentos de dois exemplares, sendo que o melhor dos dois estava representado por um crânio bastante danificado e parte do corpo. Os autores destacaram a presença

de três placas orbitais e concluíram que os exemplares observados pouco diferiam de *R. buccalis*, estando essa diferença marcada apenas pela maior altura de *R. latus*, o que poderia ser um efeito de achatamento do corpo no processo de fossilização.

Jordan (1919) propôs a criação do gênero *Brannerion*, atestando que *Calamopleurus vestitus* Jordan & Branner 1908 poderia representar a espécie-tipo do novo gênero, distinguindo-se dos demais Elopidae pela nadadeira anal longa, começando abaixo do último raio da nadadeira dorsal; corpo curto, alto, com costelas longas; escamas grandes; e linha lateral bem desenvolvida. A espécie-tipo para *Brannerion*, portanto, ficou sendo *Brannerion vestitum* (Jordan & Branner, 1908) e a descrição foi praticamente mantida, com a inclusão de alguns poucos espécimes e detalhes anatômicos, como a contagem de raios das nadadeiras anal (16 a 20 raios) e peitoral (8 a 10).

Em sua revisão dos peixes do Cretáceo do Ceará e Piauí, Jordan (1923) estudou a espécie *Rhacolepis latus* com base na figura do tipo ilustrada por Woodward (1887). Segundo Jordan (1923), o espécime figurado está esmagado e superposto, portanto a espécie em questão deveria ser provavelmente *R. buccalis*, ou talvez um representante de *Notelops brama* comprimido. O autor concluiu então que *R. latus* era uma espécie pouco conhecida, portanto de validade questionável. A indefinição quanto esta validade permaneceu por muito tempo, até que Forey (1977) propôs a inclusão de *R. buccalis* em Pachyrhizodontidae, retirando-a de Elopidae. Ao observar o tipo de *R. latus*, o autor notou uma semelhança com a espécie referida a *Brannerion vestitum*.

A semelhança entre *Rhacolepis latus* com o tipo de *Brannerion* foi também apontada por Blum (1991), cujo trabalho, até o momento, consiste na mais completa revisão do gênero. O autor, ao examinar o tipo de *R. latus*, concluiu que o mesmo não poderia ser um Pachyrhizodontidae, apresentando várias características possivelmente diagnósticas de *Brannerion*, como forma do corpo, dermetmóide curvado, formato do opérculo e os pequenos dentes molariformes no dentário. Desta forma, os exemplares referidos anteriormente a *R. latus* foram alocados no gênero *Brannerion* e *Brannerion latum* (= *Rhacolepis latus* Agassiz, 1841) passou a ser o nome mais antigo para uma espécie do gênero. Blum (1991) acrescentou ainda que existem duas espécies distintas de *Brannerion* na ictiofauna cretácea do Brasil, que podem ser diferenciadas pelo número de vértebras, formato do focinho, morfologia e dentição do paresfenóide (só podendo ser visualizado em exemplares maiores de 250mm de Comprimento Padrão - CP). Considerando a ocorrência provável de duas espécies de *Brannerion* na referida ictiofauna, e que há dois nomes específicos disponíveis, Blum (1991) presumiu a princípio que o tipo de cada espécie teria sido descrito a partir de material referente a espécies diferentes. Analisando os tipos de *B. vestitum* (representado apenas pela contra-parte de um exemplar) e *B. latum* (parte e contra-parte presentes), o autor constatou que ambos são pouco informativos e dificilmente poderiam ser identificados no nível específico.

Blum (1991) apresentou uma redescrição dos tipos de *Rhacolepis latus* e *B. vestitum*. Com relação à primeira, ao autor destacou tratar-se de uma espécie cujo representante possui pequeno porte (100mm CP), e provavelmente não mostraria os caracteres qualitativos diagnósticos mesmo

que fosse preparado com ácido. Adicionalmente, sua cauda está faltando, e uma contagem vertebral não poderia ser realizada mesmo com a preparação do material. Entretanto, seu focinho é claramente arredondado. Por esse único caráter, a espécie mais comum (focinho arredondado, alta contagem vertebral e paresfenóide côncavo) foi associada ao tipo de *R. latus*. Já quanto à segunda, Blum (1991) afirmou que a espécie é representada por um peixe maior (285mm CP), mas a contra-parte contém apenas as escamas (com superfície medial exposta), alguns raios incompletos de nadadeiras e fragmentos e impressões de ossos do lado direito do crânio. O focinho, a maxila inferior e a parte posterior do esqueleto caudal estão faltando. A contra-parte desse tipo conseqüentemente é indeterminada no nível específico, permanecendo desta forma mesmo se preparada com ácido.

Blum (1991) sugeriu abandonar o nome *B. vestitum*, pois sua existência como uma entidade biológica distinta não pode ser demonstrada e atestou que eventualmente seria sinônimo júnior de *B. latum*. O autor ainda sugere que a diferença na contagem vertebral, no formato do focinho e do paresfenóide seria relativa à existência de uma segunda espécie de *Brannerion*, a qual se refere como *Brannerion* sp. A.

Nesta revisão do gênero, o autor posicionou *Brannerion* dentro de *Albuloidei incertae sedis*, tendo como base os seguintes caracteres: 1) canal sensorial mandibular representado por um sulco aberto no dentário e no angular; 2) comissura etmoideana especializada (medialmente incompleta e presente em mais de dois ossículos rostrais ou dentro da maxila, como nos albulóides recentes). Das outras sinapomorfias para *Albuloidei*, uma seria impossível de ser observada (referente ao modo como o *ligamentum*

*primordium* estaria ausente ou não associado a nenhuma parte do *adductor mandibulae*) e a outra (intercalar reduzido, sem ponte com o pró-ótico) aparece em condição primitiva (Blum, 1991). O fato da comissura etmoideana estar completa em *Brannerion* não o excluiria do grupo, já que Forey (1973) verificou essa mesma condição em *Osmeroides lewesiensis*, outro albulóide fóssil e, portanto, a interrupção medial da comissura seria uma condição para os albulóides recentes.

Silva Santos (1991a) também ressaltou as questões taxonômicas relativas ao gênero *Brannerion*, chamando a atenção para a necessidade de um estudo mais detalhado do táxon, especialmente utilizando-se material mais completo e focalizando outros aspectos da anatomia craniana e do complexo caudal. Isto permitiria um melhor posicionamento sistemático do gênero.

Considerando toda a problemática relatada, o objetivo do presente estudo é a descrição detalhada da osteologia de *Brannerion latum*, de forma a esclarecer a taxonomia do gênero e discutir suas relações filogenéticas.

## GEOLOGIA - A FORMAÇÃO SANTANA E A FORMAÇÃO CODÓ

O gênero *Brannerion* é exclusivo do Cretáceo brasileiro e sua ocorrência foi registrada em duas unidades estratigráficas: Formação Santana, na Bacia do Araripe e Formação Codó, na Bacia do Parnaíba, ambas datadas como Aptiano-Albiano. O material utilizado no presente trabalho consiste de exemplares coletados nestas duas formações (figuras 1 e 2), sendo que nenhuma diferença taxonômica relevante foi encontrada entre esses exemplares, embora diferenças litológicas sejam evidentes entre as concreções das bacias do Araripe e do Parnaíba.



A Bacia do Araripe é a maior das bacias interiores do Nordeste brasileiro e está compreendida entre os estados de Pernambuco, Ceará e Piauí, sendo que suas fronteiras estão demarcadas por um planalto, a Chapada do Araripe (Martill, 1993). A história evolutiva da Bacia do Araripe está estritamente relacionada à reativação de fraturas pré-cretáceas decorrentes do processo de rifteamento responsável pela abertura da porção norte do Oceano Atlântico Sul, evento iniciado no Mesojurássico e encerrado no Eocretáceo (Martill, 1993). Segundo Berthou (1990), os primeiros sedimentos da bacia foram depositados no Eojurássico e os sedimentos mais recentes datam do Cenomaniano. A estratigrafia da Bacia do Araripe parece distante de ser resolvida, tendo sido discutida por diversos autores, havendo discordância em relação à nomenclatura e limite de suas unidades litológicas (veja, por exemplo, Maisey, 1991; Silva Santos, 1991b; Martill, 1993; Ponte, 1996; Maisey, 2000). A estratigrafia utilizada no presente trabalho segue a proposta de Martill (1993), que eleva os membros Crato e Ipubi à categoria de formação, com base em algumas diferenças estratigráficas e estruturais, e restringe a Formação Santana ao que era então definido como Membro Romualdo, passando este membro a designar apenas a parte da Formação Santana na qual são encontradas as concreções fossilíferas. A importância da Bacia do Araripe para a paleontologia é inestimável, pois além de apresentar grande riqueza de táxons (principalmente na Formação Santana e na Formação Crato), poucos depósitos sedimentares no mundo possuem fósseis com a qualidade de preservação ali encontrada. A Formação Santana é um dos mais importantes *lagerstätten* do Cretáceo, sendo sua fauna e a flora apresentada em diversos trabalhos (e.g., Maisey, 1991, 2000; Martill, 1993; Silva Santos, 1991a), e inclui

gimnospermas, gastrópodes, bivalves, ostracodes, insetos, equinóides, tartarugas, crocodilos, pterossauros, dinossauros e uma rica e bem preservada ictiofauna. Até o momento, os táxons encontrados nesta ictiofauna são: [*Tribodus limae* Brito & Ferreira, 1989; *Iansan beurleni* (Silva Santos, 1968); *Aranipelepidotes temnurus* (Agassiz, 1841); *Lepidotes wenzae* Brito & Gallo, 2003; *Obaichthys decoratus* Wenz & Brito, 1992; *Placidichthys bidorsalis* Brito, 2000; *Calamopleurus cylindricus* Agassiz, 1841; *Oshunia brevis* Wenz & Kellner, 1986; *Neoproscinetes penalvai* (Silva Santos, 1970); *Iemanjá palma* Wenz, 1989; *Vinctifer comptoni* (Agassiz, 1841); *V. longirostris* Silva Santos, 1990; *Cladocyclus gardneri* Agassiz, 1841; *C. ferus* Silva Santos, 1950; *Brannerion latum* (Agassiz, 1841); *Paraelops cearensis* Silva Santos, 1971; *Aranipichthys castilhoi* Silva Santos, 1985; *Notelops brama* (Agassiz, n. nudum 1841); *Rhacolepis buccalis* Agassiz, 1841; *R. defiorei* d'Erasmus, 1938; *Tharrhias araripis* Jordan & Branner, 1908; *Santanaclupea silvasantosi* Maisey, 1993; *Santanichthys diasii* (Silva Santos, 1958); *Mawsonia* cf. *gigas* Woodward, 1907; *Axelrodichthys araripensis* Maisey, 1986].

Os peixes da Formação Santana são encontrados nas concreções calcárias do Membro Romualdo, geralmente apresentando um excelente estado de preservação, não sendo rara a presença de exemplares completos. Estas concreções podem ser divididas em três tipos: santana, jardim e missão velha (*sensu*, Maisey, 1991). Cada um desses tipos de concreção apresenta uma assembléia fossilífera distinta (alguns táxons são comuns às três assembléias, porém aparecem em tamanhos diferentes, geralmente as concreções do tipo missão velha apresentam exemplares maiores), sendo possivelmente a expressão de diferenças paleoambientais dentro da mesma

localidade (Maisey, 1991). Exemplares de *Brannerion* foram registrados para as três assembléias, porém Maisey (1991) não deixou claro se existe alguma relação entre a ocorrência das três espécies do gênero e essas assembléias, constatando apenas que exemplares maiores de *Brannerion* são mais comuns nas concreções missão velha.

A Bacia do Parnaíba, antes denominada de Bacia do Maranhão, situa-se na região nordeste ocidental do território brasileiro e ocupa uma área de 600.000km<sup>2</sup>, abrangendo os estados do Piauí, Maranhão, Tocantins, Pará, Ceará e Bahia (Góes & Feijó, 1994). Está separada da Bacia de Marajó pelo arco de Tocantins e das bacias costeiras de Barreirinhas e São Luís pelo arco Ferrer-Urbano Santos (Brito, 1979). O arcabouço estratigráfico dessa bacia é considerado razoavelmente bem entendido, embora as esparsas informações estejam concentradas na seção siluro-devoniana (Góes & Feijó, 1994). Os cinco grupos definidos para a Bacia do Parnaíba são referidos como seqüências deposicionais correlacionáveis a ciclos tectônicos de caráter global: a Sequência Siluriana corresponde ao Grupo Serra Grande, a Sequência Devoniana ao Grupo Canindé, a Sequência Carbonífero-Triássico ao Grupo Balsas, a Sequência Jurássica ao Grupo Mearim e a Sequência Cretácea às formações Grajaú, Codó e Itapecuru (Góes & Feijó, 1994). A Sequência Cretácea é marcada pelo retorno da sedimentação à Bacia do Parnaíba, consequência dos eventos relacionados à abertura do Oceano Atlântico Sul. Esse novo ciclo de sedimentação foi caracterizado por uma rápida transgressão, seguida pela retirada definitiva do mar, com o retorno às condições de deposição exclusivamente continentais, encerrando o ciclo sedimentar (Góes & Feijó, 1994). Dentro da Sequência Cretácea encontra-se a

Formação Codó, composta por uma intercalação de folhelhos betuminosos e calcíferos contendo concreções de calcário e lentes de gipsita (Silva Santos, 1994). A ictiofauna da Formação Codó é bastante rica, similar à ictiofauna da Formação Santana, e a maioria dos fósseis, tal como ocorre no Araripe, são encontrados dentro de concreções, embora, segundo Silva Santos (1994), alguns poucos exemplares já tenham sido coletados em folhelhos betuminosos (no caso, exemplares de *Vinctifer comptoni* e *Cladocyclus gardneri*) e calcários laminares (ocorrência de apenas um táxon, *Dastilbe elongatus*). Neste mesmo trabalho, o autor relatou os seguintes táxons para a ictiofauna da Formação Codó: *Araripelepidotes temnurus* (Agassiz, 1841); *Cladocyclus gardneri* Agassiz, 1841; *Calamopleurus cylindricus* Agassiz, 1841; *Dastilbe elongatus* Silva Santos, 1947; *Tharrhias araripis* Jordan & Branner, 1908; *Brannerion latum* (Agassiz, 1841); *Rhacolepis buccalis* Agassiz, 1841; *Santanichthys diasii* (Silva Santos, 1958); *Vinctifer comptoni* (Agassiz, 1841) e *Codoichthys camavali* Silva Santos, 1994, sendo que apenas o último ainda não foi identificado para a ictiofauna do Araripe. Dentre os exemplares de *Brannerion* de procedência da Formação Codó pode-se notar que as concreções são mais escuras e de uma consistência mais resistente do que as concreções do Araripe além da evidente diferença na qualidade de preservação do material fóssil, em geral melhor preservado nas concreções do Araripe.

A comunicação entre a Bacia do Araripe e a Bacia do Parnaíba pode ser demonstrada tanto por informações sobre litologia quanto por informações sobre a paleontologia de ambas. A estratigrafia da Formação Codó, que também inclui evaporitos (gipsita), assemelha-se ao perfil da Formação Santana, e a assembléia de peixes encontrada nas duas formações é bem

similar, sendo que os peixes da Formação Codó também são encontrados em concreções calcárias (Silva Santos, 1994). Particularidades paleontológicas e geológicas levam a crer que ligações entre várias das bacias do Cretáceo do Brasil são decorrentes da transgressão marinha iniciada no Neocomiano e que se estendeu pelo Aptiano, partindo da costa oeste do Atlântico Sul em direção à Bacia do Tucano, atravessando o Araripe até a Bacia do Parnaíba (Silva Santos, 1991b).

## **II. MATERIAL E MÉTODOS:**

### **1. MATERIAL FÓSSIL**

O material de *Brannerion* aqui estudado consiste de 35 exemplares de diferentes tamanhos, o menor exemplar completo medindo 12,8cm (DGM 230-P) e o maior, 38cm (MN 5941-V), comprimento padrão. Todos os espécimes estão preservados em concreções carbonáticas, com condição de preservação bastante variável, sendo relativamente raro encontrar espécimes completos que permitam a observação de todas as estruturas anatômicas de importância taxonômica. Também fica bastante clara a distinção entre o material de procedência da Formação Codó (Bacia do Parnaíba) e aquele procedente da Formação Santana (Bacia do Araripe), sendo a matriz calcária da primeira formação mais resistente, porém com uma preservação bem pior do que a da segunda.

O material foi examinado sob microscópio binocular com câmera clara acoplada e as ilustrações foram preparadas com base nos próprios exemplares e em ampliações fotográficas.

A descrição anatômica dos exemplares, bem como a nomenclatura osteológica utilizada, baseou-se em Forey (1973), Taverne (1974), Blum (1991) e Arratia (1997). Alguns termos anatômicos, adaptados para a língua portuguesa, foram retirados de Castro & Castro (1987).

Para fins comparativos, outros táxons extintos de Elopomorpha foram analisados, alguns por observação direta (*Paraelops cearensis* e *Farinichthys gigas*), outros através de dados da literatura (*Lebonichthys gracilis*, *Deltaichthys albuloides*, *Phosphonatator oxyrhynchus* e *Baugeichthys caeruleus*).

Os fósseis observados estão depositados nas seguintes coleções científicas: Coleção Paleontológica do Departamento Nacional de Produção Mineral do Rio de Janeiro (DNPM), Coleção de Paleovertebrados do Museu Nacional do Rio de Janeiro (MN/UFRJ) e Coleção Paleozoológica da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ). Os exemplares do DNPM vêm com a sigla **DGM** (Divisão de Geologia e Mineralogia), mais o número do exemplar seguido da letra "P" (peixe); aqueles do Museu Nacional são registrados com a sigla **MN**, mais o número do exemplar seguido da letra "V" (vertebrado); os exemplares da UERJ apresentam a sigla **Pz.UERJ** (sendo "Pz" a sigla de Paleozoologia) mais o número do exemplar.

A listagem completa dos exemplares utilizados, com seu número de coleção e breve relato sobre os mesmos segue abaixo:

a) Coleção Paleontológica do DNPM (todos os espécimes identificados no livro de tombo como *Brannerion vestitum*):

O material depositado na coleção do DNPM é proveniente de ambas as formações (Santana e Codó). Este material, apesar de não estar tão bem

preservado mostrou-se importante pela quantidade de exemplares e pela possibilidade de observação de um esqueleto axial e linha lateral completos, além de nadadeiras dorsais e anais muito bem preservadas, permitindo a contagem de raios. Os exemplares da coleção observados nesse trabalho são os seguintes: DGM 225-P; DGM 226-P; DGM 228-P (Constituído apenas por algumas costelas e vértebras); DGM 230-P (Exemplar de pequeno porte, com nadadeira dorsal e supraneurais evidenciados); DGM 231-P (Exemplar de grande porte, atingindo cerca de 30cm); DGM 246-P; DGM 254-P (Exemplar de grande porte, porém, mal preservado); DGM 289-P (Nadadeira caudal incompleta, tal como a região do focinho. Supraneurais e nadadeira dorsal em ótimo estado. Esqueleto axial completo, permitindo a contagem de vértebras); DGM 432-P (Exemplar pequeno, esqueleto caudal ausente, preservação ruim, porém com nadadeira dorsal em bom estado); DGM 438-P (Crânio de um exemplar pequeno, em parte e contraparte); DGM 439-P (Exemplar pequeno, esqueleto caudal ausente, preservação ruim, porém com nadadeira dorsal em bom estado); DGM 721-P (*suspensorium* em boas condições de observação); DGM 722-P (exemplar incompleto); DGM 723-P; DGM 724-P (Crânio, escamas e nadadeiras pélvicas e peitorais bem preservados; DGM 725-P (Exemplar de médio porte, nadadeira dorsal bem preservada); DGM 727-P (Supraneurais evidenciadas, linha lateral completa, permitindo a contagem de escamas e *suspensorium* preservado).

**b) Coleção de Paleovertebrados do MN/UFRJ:**

Este material é proveniente da Formação Santana e apresenta bom grau de preservação, mas a presença constante de cristais de calcita faz com que



esse material não seja indicado para a preparação química. Porém, mesmo sem serem preparados, os fósseis dessa coleção mostraram-se bastante informativos para a observação da estrutura do esqueleto axial, *suspensorium*, além de algumas estruturas do neurocrânio. Os exemplares desta coleção possuem os seguintes números de registro: MN 5929-V (exemplar de 22cm em parte e contraparte, boa preservação de esqueleto axial), MN 5930-V (exemplar de 21cm em parte e contraparte, boa preservação do esqueleto axial), MN 5941-V (maior exemplar estudado, com 38cm em parte e contraparte, crânio bem preservado,), MN 5936-V (exemplar medindo 24cm), MN 5940-V (aproximadamente 20cm CT, contendo escamas, nadadeiras dorsal e anal, preservação ruim), MN 5935-V (exemplar de aproximadamente 30cm CT, contendo escamas, esqueleto caudal e crânio, preservação ruim), MN 5939-V (exemplar completo com cerca de 15cm CT), MN 5937-V (exemplar completo, aproximadamente 20cm CT, preservação ruim), MN 5934-V (exemplar completo, aproximadamente 15cm CT, preservação ruim), MN 5932-V (exemplar completo, aproximadamente 30cm CT), MN 5933-V (exemplar de médio porte, esqueleto caudal ausente), MN 5931-V (exemplar completo, preservação ruim).

c) Coleção Paleozoológica da UERJ:

Este material é proveniente da Formação Santana e está representado por exemplares em boas condições de preservação, possibilitando a observação de estruturas do neurocrânio, além de esqueletos caudais completos, porém nesse material algumas estruturas como nadadeiras (anal e dorsal), além de esqueleto axial não se encontraram completamente



preservadas. Uma boa característica dos exemplares dessa coleção é a ausência de cristais de calcita, o que possibilitou a preparação química do material sem maiores riscos para a integridade do mesmo.

Desse material, os seguintes exemplares completos e bem preservados foram devidamente preparados com ácidos orgânicos: Pz.UERJ 480 (18cm, excelente preservação do neurocrânio e do esqueleto caudal), Pz.UERJ 481 (27cm, esqueleto caudal, neurocrânio e supraneurais bem preservados), Pz.UERJ 482 (exemplar completo, medindo 25cm), Pz.UERJ 479 (exemplar completo, 19cm) , Pz.UERJ 483 (20cm, esqueleto caudal bem preservado).

## 2. MATERIAL RECENTE

Devido à dificuldade de recuperação de informações anatômicas completas quando se trabalha com material fóssil, muitas vezes torna-se necessária a comparação com exemplares recentes de espécies relacionadas ao grupo em estudo.

No caso de grupos extintos, ou seja, sem representantes atuais, isso se torna bastante complicado, muitas vezes não existem sequer grupos próximos o suficiente para servirem de comparação e nesses casos o paleontólogo deve ter bastante cuidado na interpretação do material.

A condição ideal para se trabalhar com espécies fósseis é quando o grupo em questão possui espécies recentes para servir de material comparativo. O gênero *Brannerion* está extinto, porém o grupo Elopomorpha possui representantes atuais que podem servir como material comparativo, e no presente trabalho, as seguintes espécies recentes foram utilizadas: *Elopsaurus*, *Albula vulpes* e *Pterothrissus gissu* Hilgendorf, 1877. A maioria dos

espécimes pertencentes a estes táxons foram diafanizados segundo o método amplamente difundido de Dingerkus & Uhler (1977), enquanto alguns poucos exemplares foram preparados a seco para a obtenção de esqueletos desarticulados, com o auxílio de um dermestário (Knudsen, 1966).

Para a observação dos exemplares recentes, bem como de sua ilustração, foi utilizado o mesmo procedimento que no material fóssil.

### **3. PREPARAÇÃO DO MATERIAL FÓSSIL**

Um dos procedimentos rotineiros para quem trabalha com fósseis é a preparação do material de estudo. As técnicas de preparação de fósseis abrangem dois grupos: o das técnicas de preparação mecânica e aqueles das técnicas de preparação química. As técnicas de preparação mecânica envolvem o uso de agulhas, talhadeiras e brocas de tamanhos e formas diferentes. Já as técnicas de preparação química estão relacionadas com a retirada de sedimentos através de mergulho do material em banhos de soluções preparadas com ácidos orgânicos, geralmente, ácido fórmico ou ácido acético. O resultado final esperado é o mesmo para todas as técnicas, ou seja, a retirada de sedimento e exposição de estruturas anatômicas para otimizar a observação e estudo do fóssil preparado, com o mínimo de dano possível à estrutura do mesmo. A etapa de preparação sempre representa um risco para a integridade do material, que pode ser minimizado dependendo de escolhas realizadas pelo preparador. Obviamente, nesse ponto conta a experiência do preparador, pois cada fóssil a ser preparado é um caso diferente, onde escolhas diferentes deverão ser tomadas no decorrer do processo. A primeira, e provavelmente mais importante dessas escolhas, é a da técnica a ser

utilizada, e para que essa escolha seja acertada é importante que se respeite alguns pontos, tal como a fragilidade do material, o tipo de sedimento e o objetivo da própria preparação, sendo que muitas vezes o procedimento mais indicado é a combinação de técnicas mecânicas e químicas.

Os exemplares de *Brannerion* estudados foram preparados através de técnicas químicas, escolha baseada na pequena espessura das estruturas ósseas dos peixes, que confere um alto grau de fragilidade ao material. Nesse caso, a preparação mecânica é pouco aconselhável, pois as vibrações causadas pelo atrito entre sedimento e as ferramentas utilizadas poderiam causar danos estruturais ao fóssil, atingindo inclusive regiões ainda não expostas do material. A preparação química também pode implicar em danos ao material, pois existem indícios de que os ácidos orgânicos ataquem não somente os sedimentos, reagindo também com a matriz óssea do fóssil, e, mesmo que essa informação não seja comprovada, a própria destruição de sedimentos pode tirar a sustentação do material ósseo, que viria a desmanchar. O risco de danos ao material pode ser minimizado através de vários procedimentos que serão devidamente especificados adiante. A metodologia utilizada nesse trabalho foi a técnica da transferência, modificada de Toombs & Rixon (1959). As várias etapas de preparação serão discutidas abaixo:

A primeira etapa consiste na escolha do material a ser preparado. Como a preparação química pode implicar em danos e conseqüente perda de informação anatômica, somente os fósseis mais completos, considerados potencialmente mais informativos, foram escolhidos para serem preparados. Em muitos casos, o material fóssil está bem conservado e poderia ser

informativo, porém sua preparação torna-se pouco aconselhável devido à presença de estruturas de sedimentação, como cristais de calcita, que dificultam a preparação química por implicar em riscos maiores de danos ao material. Do material disponível, seis exemplares foram preparados quimicamente, sendo todos eles procedentes da Bacia do Araripe. O material proveniente da Bacia do Parnaíba não pôde ser preparado quimicamente, devido às próprias características de preservação e da natureza do sedimento.

A segunda etapa consiste na limpeza do material através de um banho em solução concentrada de ácido fórmico, geralmente a 5%. Esse banho inicial, devido à alta concentração do ácido, não deve ter uma longa duração (duas a três horas seria o mais indicado). Essa etapa tem como finalidade a retirada de impurezas do material para a realização da etapa seguinte.

A terceira etapa consiste no emprego de uma técnica conhecida como método de transferência. Essa técnica consiste na fixação de um dos lados do fóssil em uma “cama de resina”, de forma que o outro lado fica exposto, sendo, portanto, o lado que será preparado.

Após a secagem da resina utilizada na etapa anterior o material já pode ser mergulhado em banhos de ácido. O ácido orgânico utilizado foi o ácido fórmico e a concentração das soluções utilizadas variou de acordo com o grau de exposição das estruturas ósseas e com o tempo de imersão previsto. Banhos de 24 horas foram empregados quando no início da preparação, com o material com pouca ou nenhuma exposição. Conforme o grau de exposição do fóssil aumenta, o tempo de imersão diminui, e os banhos finais ficam restritos a algumas horas apenas (geralmente de duas ou três horas), sendo necessário uma monitoração constante, para evitar a perda de alguma estrutura.

O mergulho em solução ácida deve ser seguido de uma etapa de neutralização, que consiste no mergulho do material em um recipiente com água. O ideal é que a água desse recipiente seja constantemente trocada. O tempo de imersão em água deve ser pelo menos igual ao tempo de imersão em ácido, e geralmente o material ficava cerca de 24h imerso em água.

Após a retirada do material da água e sua posterior secagem, a parte exposta do fóssil deve ser protegida para que não seja atacada pelo ácido em futuros banhos. Para esse fim, é utilizada uma cola preparada através da dissolução de parafinas (como o Paraloid) em acetato de etila. Essa cola deve ser cuidadosamente aplicada sobre a superfície a ser protegida, através de pincel ou até mesmo com o uso de conta-gotas em casos onde o material se apresenta muito frágil. É importante salientar que a aplicação de cola sobre o material deve ser realizada com bom senso, pois o uso de cola muito concentrada ou a aplicação de camadas sucessivas de Paraloid posteriormente podem dificultar a observação do material, ocultando forames, por exemplo. Esses excessos de cola podem ser retirados através da aplicação cuidadosa do solvente (no caso, acetato de etila), porém estruturas muito frágeis podem não resistir a esse procedimento. Outro artifício utilizado para diminuir os danos causados pela preparação química é a aplicação de produtos químicos na solução ácida. Esses produtos químicos (o mais utilizado é o fosfato de cálcio) competem com o carbonato de cálcio presente nos ossos pela interação com o ácido fórmico, diminuindo as chances do ácido atacar o fóssil.

As etapas de imersão do material em solução ácida, imersão do material em água, secagem do material e proteção do mesmo devem ser repetidas até que o objetivo final da preparação seja atingido (exposição total do fóssil ou

exposição de uma estrutura anatômica em específico). Após o preparo, é importante que o material seja guardado em local seguro e seco.

#### 4. METODOLOGIA CLADÍSTICA

A análise das relações de parentesco está baseada na metodologia cladística ou sistemática filogenética, originalmente proposta por Hennig (1950, 1966, 1968), ainda a mais aceita e utilizada na inferência de relações evolutivas. Trabalhos gerais sobre cladismo podem ser encontrados em Wiley (1981), Wiley *et al.* (1991), Nelson & Platnick (1981), Minelli (1993), Amorim (1997, 2002), Kitching *et al.* (1998) e Schuh (2000). Os grupos monofiléticos foram definidos com base em caracteres derivados compartilhados (sinapomorfias). A polarização dos estados de caráter foi realizada de acordo com o método de comparação com o grupo externo, seguindo o protocolo descrito por Nixon & Carpenter (1993). A análise de parcimônia foi realizada através do programa Hennig86 versão 1.5 (de J.S. Farris), aplicando-se o algoritmo de busca exaustiva *implicit enumeration (ie)*. Os cladogramas obtidos pelo Hennig86, bem como a distribuição dos estados dos caracteres, foram examinados e manipulados com o auxílio do programa Tree Gardener versão 2.2 (de T.C. Ramos).

Uma matriz com 18 caracteres não ordenados e nove táxons de Albuliformes e sem pesagem *a priori* foi construída com base em dados anatômicos. Os caracteres cujos estados não puderam ser verificados, principalmente devido à preservação, foram codificados como “?” na matriz (*missing data*). A maioria dos caracteres foi retirada de Gallo & Figueiredo (2002), tendo sido revistos em detalhe e acrescentadas algumas modificações,

além de outros caracteres inéditos observados e descritos ao longo do trabalho. O grupo externo utilizado foi *Elops saurus*, o mesmo de Fielitz & Bardack (1992).

Para os gêneros do grupo interno com mais de uma espécie, foram utilizados os dados referentes àquela com material mais completo e com descrições mais detalhadas. Neste contexto, para o gênero *Lebonichthys*, foi considerada a espécie *L. gracilis*; e para *Albula*, *A. vulpes*. O Apêndice mostra a matriz de caracteres codificados construída com base na lista de caracteres, apresentada no item “Resultados”.

#### Abreviaturas Anatômicas:

**AO**, antorbital; **ARART**, ângulo-retroarticular; **ASF**, autoesfenótico; **BH**, basi-hial; **BOC**, basioccipital; **BR**, arco branquial; **BSF**, basesfenóide; **c.etm.**, comissura etmoideana; **c.s.iorb.**, canal sensorial infra-orbital; **c.s.md.**, canal sensorial mandibular; **c.s.pop.**, canal sensorial pré-opercular; **c.s.sorb.**, canal sensorial supra-orbital; **c.stm.**, comissura supratemporal; **CHA**, cerato-hial anterior; **CL**, cleitro; **D**, dentário; **df**, *dilatator fossa*; **DSPH**, dermesfenótico; **ECPT**, ectopterigóide; **ENPT**, endopterigóide; **EP**, epural; **EPN**, epineural; **EPO**, epioccipital; **EPP**, epipleural; **ETL**, etmóide lateral; **EXO**, exoccipital; **EXS**, extra-escapular; **f.hm.**, faceta de articulação para o hiomandibular; **f.pt.**, fossa pós-temporal; **f.t.h. VII**, forame para o *truncus hyoideomandibularis* do nervo facial; **f.r.op. V+VII**, forame para o *ramus ophtalmicus* dos nervos trigêmeo e facial; **f.r.p. V**, forame do *ramus palatinus* do nervo trigêmeo; **f.st.**, fossa subtemporal; **faci**, forame para a artéria carótida interna; **fao + aon**, forame

para as artérias orbital e órbito-nasal; **FR**, frontal; **H**, hipural; **HD**, hipial dorsal; **HV**, hipial ventral; **HM**, hiomandibular; **IC**, intercalar; **IO**, infra-orbital; **IOP**, interopérculo; **I**, forame para o nervo olfatório; **II**, fenestra para o nervo óptico; **III**, forame para o nervo oculomotor; **IV**, forame para o nervo troclear; **IX**, forame para o nervo glossofaríngeo; **MPT**, metapterigóide; **MX**, maxilar; **OP**, opérculo; **OSF**, órbito-esfenóide; **PA**, parietal; **PH**, paripural; **pId**, placa dentária; **plg**, placa gular; **PMX**, pré-maxilar; **POP**, pré-opérculo; **PRO**, pró-ótico; **pro.ic**, ponte pró-ótico/intercalar; **PSF**, paresfenóide; **PTO**, pterótico; **PTSF**, pteroesfenóide; **PU**, centro pré-ural; **QU**, quadrado; **RBR**, raios branquiestégios; **RDET**, rostrodermetmóide; **sah**, sulco para a artéria hioideana; **SMX**, supramaxilar; **SCL**, supracleito; **SOC**, supra-occipital; **SOP**, subopérculo; **U**, centro ural; **UN**, uroneural; **V**, forame para o nervo trigêmeo; **VII**, forame para o nervo facial; **X**, forame para o nervo vago.



## SISTEMÁTICA

Subdivisão TELEOSTEI Müller, 1844

Coorte ELOPOMORPHA Greenwood *et al.*, 1966

Ordem ALBULIFORMES *sensu* Forey *et al.*, 1996

Família indeterminada

*Brannerion latum* (AGASSIZ, 1841)

### Sinonímia

1841 *Rhacolepis latus* Agassiz: 83

1844a *Rhacolepis latus* Agassiz: 1012

1887 *Rhacolepis latus*; Agassiz; Woodward: 539

1901 *Rhacolepis latus* Agassiz; Woodward: 32 (holótipo designado)

1908 *Rhacolepis latus* Agassiz; Jordan & Branner: 22

1923 *Rhacolepis latus* Agassiz; Jordan: 67

1968 *Rhacolepis latus* Agassiz; Silva Santos & Valença: 348

1977 *Rhacolepis latus*; Agassiz; Forey: 162

1986 *Rhacolepis latus* Agassiz; Mones: 144

Holótipo: *The Natural History Museum*, parte BM(NH) P.3984 e contra-parte BM(NH) P.1959

DIAGNOSE EMENDADA: Um médio e fusiforme peixe elopomorfo reconhecido pela seguinte combinação de caracteres: cabeça pequena e alta, cabendo cerca de três vezes e meia no comprimento padrão; diâmetro orbital atingindo cerca de 1/3 o comprimento da cabeça; rostrodermetmóide com processo lateral curto; ramo parietal do canal supra-orbital não se estendendo até o

parietal; proeminente espinho no autoesfenótico; moderada *dilatator fossa*; fossa subtemporal e pós-temporal presentes; fossa subepiótica presente; presença de ponte pró-ótico/intercalar; forames do exoccipital arranjados horizontalmente; infra-orbitais posteriores expandidos, cobrindo totalmente a face; um supramaxilar em forma de gota; processo coronóide alto; dentição trituradora no paresfenóide, endopterigóide e basibranquiais, e viliforme no vômer, pré-maxilar, maxilar, dermopalatino e dentário; presença de placa gular; vértebras ornamentadas com numerosas estrias longitudinais; dois centros urais; nadadeira dorsal localizada no ponto médio do corpo; nadadeira anal com base longa; quarto raio das nadadeiras dorsal e anal muito alongado; escamas ciclóides pequenas.

### III. DESCRIÇÃO:

#### CARACTERÍSTICAS GERAIS

*Brannerion latum* é um peixe elopomorfo de médio porte, atingindo o máximo de 36cm de comprimento padrão (CP), verificado no exemplar MN 5941-V. O corpo é fusiforme, moderadamente alto (altura máxima cabendo cerca de três vezes no CP), apresentando uma ligeira elevação pré-dorsal. A cabeça é pequena, mas ligeiramente alta na região posterior do frontal, cabendo cerca de três vezes e meia no comprimento padrão do peixe. O focinho é curto com perfil obtuso. Os olhos são bem grandes, com diâmetro orbital atingindo cerca de 1/3 o comprimento da cabeça. As escamas são ciclóides e marcadamente imbricadas. A origem da nadadeira dorsal encontra-se no ponto médio do corpo. Apresenta base longa, assim como a nadadeira

anal. Ambas possuem o quarto raio muito alongado. A descrição será apresentada de forma comparativa com os táxons de Elopomorpha *Elops saurus*, *Albula vulpes* e *Paraelops cearensis*.

## NEUROCRÂNIO

Apenas um exemplar (Pz.UERJ 481) possui o teto craniano bem preservado, permitindo sua descrição em detalhes. Tais informações, bem como sua ilustração, são inéditas na literatura ictiológica.

A região etmoideana é reduzida, sendo mais curta do que em *A. vulpes*, mas de comprimento similar à de *E. saurus* e *P. cearensis* (figs: 4-5) . Esta região é composta pelo rostrodermetmóide e etmóide lateral.

O **rostrodermetmóide** (RDET, fig. 3) é um osso longo, com a região anterior ligeiramente expandida, estendendo-se posteriormente até atingir a margem anterior dos frontais. O processo lateral está preservado apenas do lado esquerdo do teto craniano, consistindo em uma curta expansão. A porção posterior do rostrodermetmóide está parcialmente coberta pelos nasais, impedindo a descrição precisa de sua forma, bem como do contato com os frontais. No lado direito do teto craniano, é possível verificar a presença de um fragmento do pré-maxilar encaixado (mas não fusionado como em *A. vulpes*) sob o rostrodermetmóide, contendo apenas alguns dentes preservados. Os dentes possuem pedículo curto e extremidade distal arredondada visivelmente expandida. A comissura etmoideana aparece na superfície do rostrodermetmóide através de cinco poros, sendo três maiores visíveis na porção central e dois situados mais lateralmente. A morfologia do rostrodermetmóide e o modo como a comissura etmoideana está disposta no

osso assemelham-se ao padrão observado em *A. vulpes*.

O **nasal** (NA, fig. 3) é um osso grande, largo, porém delgado, podendo ser claramente diferenciado daquele de *E. saurus* (fig 5), por não apresentar a típica forma tubular, e de *P. cearensis* (fig.4), pela ausência de um sulco mediano. Seu formato foliar assemelha-se ao de *A. vulpes* (fig.5), porém nesta espécie as porções laterais do nasal dobram-se para o seu centro formando uma espécie de bainha, por onde corre o canal sensorial supra-orbital. Em *B. latum*, observa-se a presença de dois forames situados um na extremidade anterior e o outro na posterior do osso. As porções laterais do nasal provavelmente também se dobrariam, porém sem formar a bainha mencionada para *A. vulpes*, interpretação baseada no fato da extremidade anterior do osso possuir uma inclinação ântero-ventral e na presença de forames. Em sua porção posterior, os dobramentos mediais dos nasais formam uma acentuada crista na linha mediana do teto craniano, que converge para o início das cristas dos frontais.

O **frontal** (FR, fig.3) é o maior osso do teto craniano e compartilha características tanto com *E. saurus* quanto com *A. vulpes* (fig.5), sendo virtualmente distinto daquele de *P. cearensis* (fig.4). A sutura interfrontal é aproximadamente retilínea, com pouca ou nenhuma sinuosidade, tal como em *E. saurus* e *A. vulpes*; em *P. cearensis*, cada frontal encontra seu antímero medialmente através de uma complexa sutura em ziguezague. O osso carece de ornamentação do tipo estrias e tubérculos, porém possui uma destacada crista. Lateralmente a ela, o frontal possui uma passagem para o canal sensorial supra-orbital reconhecida externamente pela presença de uma ampla abertura anterior. Este trajeto do canal supra-orbital é similar ao de *A. vulpes*.

Por outro lado, em *B. latum* há apenas uma saída posterior para este canal localizada lateralmente e próximo ao autoesfenótico, enquanto em *A. vulpes*, há três saídas a partir do canal principal (para os ramos epifisário, parietal e lateral). Provavelmente, o forame único posterior em *B. latum* estaria indicando uma conexão entre os canais supra-orbital e infra-orbital, via fronto-dermesfenótico. Na região orbital, o frontal é dorsalmente convexo produzindo uma conspícua plataforma supra-orbital, tal como em *A. vulpes*. O frontal é estreito e mantém aproximadamente a mesma largura ao longo do seu comprimento, exceto no nível do autoesfenótico, onde apresenta um sutil alargamento, produzindo um processo alar. A largura do frontal de *B. latum* difere dos três táxons utilizados no estudo comparativo. Uma marcada depressão mediana está presente na metade posterior dos frontais alcançando quase toda a extensão dos parietais, tal como em *E. saurus*.

O **parietal** (PA, fig.3) é um osso liso, sub-retangular, aproximadamente uma vez e meia mais comprido do que largo. É um osso pequeno, correspondendo a cerca de  $\frac{1}{4}$  do comprimento do frontal. A forma deste osso em *B. latum* difere da encontrada nos demais táxons (figs.4-5). Medialmente, o osso encontra seu antímero (condição médio-parietal) em uma sutura levemente sinuosa. Da mesma forma que em *A. vulpes* e *P. cearensis*, o ramo parietal do canal supra-orbital não se estende até o parietal.

O **autoesfenótico** (ASF, fig.3) é um osso robusto, triangular em vista lateral, com um destacado processo em forma de espinho. Junto com o pró-ótico e pterótico forma uma moderadamente profunda faceta para a superfície articular do hiomandibular. Nos demais táxons analisados, esta faceta é visivelmente mais rasa (fig.4-5). Ântero-dorsalmente, o autoesfenótico contribui

para a base da *dilatator fossa*, mais rasa que em *A. vulpes* e mais profunda que em *E. saurus* e *P. cearensis*.

O **pterótico** (PTO, fig.3) é um osso de grandes dimensões e sub-retangular em vista dorsal. O braço anterior é alongado e contribui totalmente para a cobertura da *dilatator fossa*. A borda posterior do osso é aproximadamente reta, sendo caracteristicamente convexa em *P. cearensis* (fig.4). O canal ótico corre próximo à borda lateral do pterótico (tal como em *A. vulpes* e *E. saurus*), através de uma saliência de formato tubular, tornando-se evidente pela presença de um extenso poro na superfície do osso. Em *P. cearensis*, o trajeto deste canal percorre o osso em posição mais medial e está demarcado pela presença de vários poros. Posteriormente, o canal ótico bifurca, sendo reconhecido externamente por duas largas aberturas: na maior delas, situada mais lateralmente, o canal emitiria um ramo para o canal pré-opercular; a outra carregaria um ramo para o extra-escapular. Observa-se uma clara diferença entre a posição da saída para o canal pré-opercular nos táxons estudados: em *B. latum*, ela está situada no mesmo nível da borda da fossa pós-temporal; nos demais táxons, a saída é anterior a esta borda, sendo progressivamente mais anterior na seqüência *A. vulpes*-*E. saurus*-*P. cearensis*.

A fossa pós-temporal é bem profunda, sendo sua área delimitada anteriormente pelo pró-ótico, pótero-dorsalmente pelo pterótico e pótero-ventralmente pelo exoccipital. A abertura da fossa mostra-se triangular, tal como em *E. saurus* e *P. cearensis*, em contraste com a abertura elipsóide em *A. vulpes*.

O **supra-occipital** (SOC, fig.3) é um osso curto, considerando as dimensões do neurocrânio, localizado no limite posterior do teto craniano,

contatando anteriormente os parietais e lateralmente os epioccipitais. Em vista dorsal, exibe uma forma em “T”. Nos demais táxons utilizados no estudo comparativo, a forma do supra-occipital varia consideravelmente: sub-retangular em *A. vulpes*; sagitiforme em *E. saurus* (fig. 5); losangular em *P. cearensis* (fig.4). Possui um processo anterior reduzido, não separando os parietais (condição médio-parietal, também encontrada em *E. saurus* e *A. vulpes*) e uma crista mediana proeminente e baixa, não ultrapassando o nível do teto craniano. Uma feição diferenciada relativa à condição “médio-parietal” ocorre em *P. cearensis*: o supra-occipital separa o terço final dos parietais. Em vista posterior, observa-se o contato do supra-occipital com os exoccipitais ventralmente e com os epioccipitais lateralmente, porém não há formação da fossa subepiótica, tal como em *E. saurus*. Em *A. vulpes* e *P. cearensis* (fide Maisey & Blum, 1991), tal feição está presente.

O **epioccipital** (EPO, fig.3) apresenta forma triangular em vista dorsal e quadrangular em vista posterior. Em vista dorsal, a forma do osso não difere significativamente nos demais táxons. Devido à presença da fossa subepiótica em *A. vulpes*, a forma deste osso em vista posterior é consideravelmente distinta. Medialmente, contata o supra-occipital; anteriormente, o parietal e o pterótico; e ventralmente, atinge o exoccipital. O contato entre o epioccipital e o exoccipital é diferente daquele encontrado em *A. vulpes* e *E. saurus*, nos quais ambos os ossos encontram-se firmemente unidos. Pósterio-lateralmente, observa-se a participação do epioccipital na fossa pós-temporal. Dorso-posteriormente, o epioccipital é arredondado e porta uma proeminente faceta para o contato com o braço dorsal do pós-temporal.

O **etmóide lateral** (EL, fig.6) é composto por uma frágil lâmina pericondral e um elemento ósseo compacto de origem endocondral na borda medial. Em *A. vulpes* e *P. cearensis*, ao contrário, este osso é predominantemente robusto, carecendo desta lâmina pericondral. Dorsalmente, a porção endocondral apresenta um grande forame para a saída do nervo olfativo, feição similar a de *E. saurus*. O etmóide lateral contribui ventralmente para o assoalho da câmara olfativa e forma a parede pós-nasal.

O **órbito-esfenóide** (OSF, fig.6) é um osso ímpar, localizado no ponto médio da órbita. Comparado aos outros táxons, apresenta-se mais reduzido do que em *A. vulpes* (fig.8) e ligeiramente mais desenvolvido do que em *E. saurus* e *P. cearensis* (figs.7 e 9). É constituído de uma pequena projeção laminar mediana e de curtas abas laterais. Assim como em *E. saurus* e *P. cearensis*, *B. latum* não há formação do septo interorbital ossificado, que é bem desenvolvido em *A. vulpes*. O órbito-esfenóide delimita com o frontal uma fenestra, que permite a passagem do nervo olfativo (I) para a região orbital. Posteriormente, o osso contata o pteroesfenóide formando com ele a borda lateral da larga fenestra para a saída do nervo óptico (II). Ventralmente, o órbito-esfenóide apresenta um sulco.

O **basesfenóide** (BSF, fig.6) contata o pteroesfenóide e o pró-ótico dorso-lateralmente. Possui abas laterais reduzidas como *A. vulpes* (em contraste com as de *E. saurus* e *P. cearensis*, bem desenvolvidas) e um reduzido e laminar belofragma que atinge o paresfenóide. O belofragma forma o assoalho para a região hipofisiária e divide a entrada para o miódomo posterior. Em *A. vulpes*., o belofragma é mais largo, possuindo um estreito contato com o órbito-esfenóide; em *E. saurus* e *P. cearensis* tal estrutura



apresenta forma e dimensões similares.

O **pteroesfenóide** (PTSF, fig.6) é um osso robusto, de forma subtrapezoidal, situado medialmente ao esfenótico e anteriormente ao pterótico, com uma grande porção dorsal que articula com a crista orbital do frontal. A zona de contato com o órbito-esfenóide exibe uma sutura reta, tal como em *E. saurus* e *A. vulpes* (figs.8-9), e possui extensão similar a destes táxons. Em *P. cearensis* (fig.7), o pteroesfenóide é comparativamente mais robusto e apresenta uma maior zona de contato com o órbito-esfenóide com sutura interdigitada. Próximo ao contato com o orbitoesfenóide, o pteroesfenóide apresenta o forame para a saída do nervo troclear (IV). Dorsalmente a este forame, próximo ao contato com o esfenótico, está localizado um diminuto forame, provavelmente para a passagem de vaso sanguíneo secundário.

O **paresfenóide** (PSF, fig.6) compõe a maior parte do basicrânio, estendendo-se até a porção terminal do basioccipital. É um osso extremamente longo e largo por toda sua extensão. Anteriormente, o osso está em contato com o vômer e posteriormente forma o assoalho do miodomo. Apresenta a superfície dorsal ligeiramente dilatada e convexa, atravessada longitudinalmente por uma crista mediana e duas laterais. No nível do autoesfenótico, o paresfenóide emite um longo processo ascendente, que dorso-lateralmente atinge o pró-ótico. Na borda oral do osso, destaca-se uma larga placa composta de inúmeros e pequenos dentes molariformes, típicos de um hábito alimentar durofágico. Estes dentes apresentam coroa baixa e achatada, com padrão irregular de distribuição ao longo da placa, isto é, as dimensões variam sem um arranjo específico. O encaixe dos dentes no

paresfenóide está demarcado por uma concavidade e uma escavação central. Dorsalmente à borda posterior da placa dentária, está localizado o forame para a artéria carótida interna.

As feições relativas ao paresfenóide são mais similares às daquelas de *A. vulpes* do que as de *E. saurus* e *P. cearensis*, sobretudo a dentição e a largura do osso. *A. vulpes* possui paresfenóide alargado exibindo dentição trituradora, compatível com seu hábito alimentar durofágico. Em *E. saurus* e *P. cearensis*, este osso é mais estreito e a dentição é representada por uma almofada de pequenos dentes viliformes.

O **vômer** (VO, fig. 6) é um osso alongado com uma larga superfície anterior e duas projeções laterais, que se dirigem para o paresfenóide formando um “V”, sobrepondo sua porção anterior. De sua superfície anterior, partem curtos pedicelos laminares que sustentam as duas placas dentárias vomerianas ovóides. Estas placas portam dentes pequenos, numerosos e pontiagudos. Lateralmente, o vômer possui uma superfície de encaixe para o autopalatino. As características verificadas no vômer de *B. latum* são bastante distintas daquelas presentes nos demais táxons, salvo a presença de placas vomerianas pares em *E. saurus*. Em *P. cearensis*, o vômer possui uma larga e contínua superfície dentária em forma de diamante; em *A. vulpes*, esta placa é pequena e transversalmente orientada, exibindo uma dentição viliforme.

O **pró-ótico** (PRO, fig.6) obedece ao padrão morfológico de *A. vulpes* (fig.8). Na região orbital, possui um grande forame para a saída da veia jugular, artérias órbito-nasal e orbital e nervos trigêmeo e facial. Existe um forame reduzido próximo ao basesfenóide para o nervo oculomotor (III). A face lateral do osso apresenta um grande forame dorsal para o *truncus*

*hyoideomandibularis* do nervo facial (VII) e um forame mediano para a entrada da veia jugular na zona de contato com o exoccipital. A comissura lateral é bem desenvolvida e cobre uma longa *pars jugularis* e *pars* da câmara *trigeminofacialis*. Em contraste com *A. vulpes*, não há um forame separado para a artéria orbital à frente do forame *facialis*. Da mesma forma, nesta espécie não há forames separados para a saída do *ramus palatinus* do nervo trigêmeo (V) na face externa do pró-ótico. A porção ventral do pró-ótico, no nível do processo ascendente do paresfenóide, é perfurada por um único forame para as artérias orbital e órbito-nasal e um diminuto forame anterior para o *ramus palatinus* do nervo trigêmeo (V), similar a *E. saurus*. O pró-ótico contribui anteriormente para a fossa subtemporal, que é profunda e totalmente ossificada, em contraste com a condição encontrada em *A. vulpes* e *E. saurus*. O limite posterior da fossa subtemporal é formado dorsalmente pelo pterótico e ventralmente pelo exoccipital. A ponte pró-ótico/intercalar é uma estrutura estreita e delicada. Está presente em *E. saurus* e ausente em *A. vulpes*. Com relação a *P. cearensis*, embora Maisey & Blum (1991) enfatizem a ausência da ponte pró-ótico/intercalar neste táxon como uma condição derivada, a recente verificação da mesma em um exemplar desta espécie (Pz.UERJ 484) sugere uma revisão do caráter (F. J. Figueiredo, comunicação pessoal, 2004).

O **intercalar** (IC, fig.6) é um reduzido osso, com uma pequena extensão na face póstero-lateral do neurocrânio, a qual não atinge o pró-ótico. Está encaixado entre o pterótico, o epioccipital e o exoccipital. Com o primeiro, liga-se através de uma sutura denteada, e com os demais, através de uma sutura com pouca ou nenhuma sinuosidade. Termina em um processo que cobre a zona de junção entre o pterótico e o exoccipital. Este processo recebe o braço

ventral do pós-temporal. Pósterio-ventralmente, o intercalar colmata a fossa subtemporal. O osso emite um delicado prolongamento em direção ao pró-ótico, contribuindo para a formação de uma ponte com este osso (ponte pró-ótico/intercalar). As principais diferenças entre o intercalar de *B. latum* e aquele dos demais táxons (figs.7-9) estão relacionadas ao tamanho do osso (maior nos três táxons) e à presença/ausência da ponte, já referida anteriormente. Adicionalmente, em *P. cearensis* o intercalar aparenta estar localizado em posição mais dorsal.

O **exoccipital** (EXO, fig.6) é um osso de grandes dimensões, que repousa sobre o basioccipital através de uma sutura levemente curvilínea e contata ântero-lateralmente o pró-ótico por uma sutura retilínea. Exibe, em vista lateral, uma forma sub-retangular; em vista posterior, uma forma aproximadamente trapezoidal. Tipicamente, o osso é perfurado em sua face lateral pelo pequeno e anterior forame para o nervo glossofaríngeo (IX) e pelo grande e posterior forame para o nervo vago (X). Adicionalmente, há um terceiro diminuto forame adjacente ao forame para o nervo glossofaríngeo, aqui interpretado como o forame acessório para a saída de um ramo deste nervo (IX). O exoccipital, junto com seu antímero, circunda o forame magno, de grande diâmetro. Em sua extensão dorsal, a face lateral do exoccipital contribui, em parte, para a formação do assoalho da fossa subtemporal; pósterio-lateralmente, o osso participa do assoalho da fossa pós-temporal. Ântero-ventralmente, o exoccipital é convexo e inflado e, junto com o pró-ótico e o basioccipital, forma a parede externa do *recessus saccularis*. Comparando o exoccipital de *B. latum* com o dos demais táxons (figs.7-9), eles diferem principalmente em relação à posição dos forames: em *B. latum*, estão

dispostos horizontalmente; em *E. saurus*, *A. vulpes* e *P. cearensis*, estão arranjados obliquamente.

O **basioccipital** (BOC, fig.6) é um osso alongado, retangular em vista lateral, limitado dorsalmente pelo exoccipital e ventralmente pelo paresfenóide. O contato entre os processos posteriores do paresfenóide e a superfície ventral do basioccipital delimita uma diminuta abertura posterior do miodomo. Esta abertura é similar à encontrada em *A. vulpes* e bastante distinta daquela de *E. saurus*, consideravelmente mais ampla. Contribui posteriormente para a parede externa da bula ótica. Em vista occipital, o osso se alarga e junta-se a um centro vertebral parcial para formar a articulação com a coluna vertebral.

#### SÉRIE OPERCULAR

O **opérculo** (OP, fig.10) é um osso grande e suboval, com altura máxima de aproximadamente duas vezes a maior largura. A borda posterior é convexa, enquanto a anterior é praticamente retilínea, fazendo um suave ângulo que marca uma leve inclinação para a parte posterior. As extremidades dorsal e ventral apresentam forma arredondada, mais acentuada na primeira. A superfície externa do osso é ornamentada com estrias que irradiam do seu centro de ossificação, próximo à faceta de articulação para o hiomandibular. Esta faceta é rasa e está localizada no primeiro terço da borda anterior do opérculo. As dimensões e a inclinação do osso são bastante similares às verificadas em *P. cearensis*, ao contrário do que ocorre em *E. saurus*, que apresenta um opérculo quadrangular, quase tão largo quanto alto. Quanto à *A. vulpes*, a principal diferença está relacionada à inclinação do osso, menos acentuada nesta espécie.

O **pré-opérculo** (POP, fig.10) é um osso laminar, em forma de bumerangue. O braço vertical, mais longo e estreito, ultrapassa a região da faceta de articulação do opérculo com o hiomandibular, como em *A. vulpes*, apresentando uma ligeira inclinação para frente. Nos outros táxons, o braço vertical ou atinge esta faceta (*E. saurus*), ou fica abaixo da mesma (*P. cearensis*). O braço horizontal, como em *E. saurus*, apresenta apenas uma leve inclinação para frente, encontrando-se em posição praticamente vertical. Similar à *A. vulpes*, o pré-opérculo é composto por duas lâminas sobrepostas, uma externa e uma interna. A lâmina externa apresenta uma expansão na região póstero-ventral, consideravelmente mais alargada abaixo do ângulo formado entre os dois braços do osso. Ambas as lâminas formam uma bainha para o canal sensorial pré-opercular, cujo trajeto é marcado pela presença de várias pontes ósseas de tamanho diminuto.

O **interopérculo** (IOP, fig.10) é um pequeno osso subtriangular, encaixado entre o ângulo formado pelo braço horizontal do pré-opérculo e o subopérculo. Sua extremidade anterior é aguda e sua superfície ventral, convexa. Não há diferença relevante no interopérculo entre os táxons de comparação.

O **subopérculo** (SOP, fig.10) é um osso grande e falciforme. Seu processo ascendente é curto como em *E. saurus* e *P. cearensis*, e, ao contrário do que ocorre em *A. vulpes*, não alcança a base do processo opercular do hiomandibular.

## SÉRIE CIRCUMORBITAL

Esta série é representada em *B. latum* por cinco infra-orbitais (IO, fig.10), cujo número e arranjo diferem consideravelmente daqueles em *A. vulpes* e *P. cearensis*. Em *A. vulpes*, embora os cinco primeiros infra-orbitais sejam proporcionais aos de *B. latum*, há um sexto osso reduzido (dermesfenótico). Adicionalmente, os dois primeiros infra-orbitais apresentam um padrão para o trajeto do canal sensorial infra-orbital bastante similar ao encontrado no pré-opérculo, representado por pequenas pontes ósseas. Em *P. cearensis*, a série infra-orbital compreende quatro ossos (três infra-orbitais e o dermesfenótico).

Em *B. latum*, não há evidência da presença de supra-orbital, nem de antorbital, em contraste com os demais táxons comparativos, nos quais estes ossos estão presentes. Os infra-orbitais são bem desenvolvidos e representados tanto por seu componente neurodérmico, quanto pelo membranodérmico. O canal sensorial infra-orbital percorre estes ossos próximo à sua margem orbital, sendo melhor reconhecido até a porção mediana do terceiro infra-orbital.

O **primeiro infra-orbital** é um osso longo e baixo, de forma sub-retangular, apresentando uma pequena expansão na região anterior.

O **segundo infra-orbital** também possui forma sub-retangular, porém é bem mais curto que o anterior.

O **terceiro infra-orbital** é o osso mais desenvolvido da série, subtrapezoidal e localizado na extremidade póstero-ventral da órbita. É o único osso da série que apresenta ornamentação sob a forma de delicadas estrias longitudinais, similar ao que ocorre em *A. vulpes*.

O **quarto infra-orbital** é o osso mais reduzido da série, de formato sub-retangular, porém mais estreito em margem anterior, expandindo-se

posteriormente de forma gradual. O canal sensorial infra-orbital não foi observado.

O **quinto infra-orbital** (= dermesfenótico, *sensu* Blum, 1991) é um osso quadrangular, no qual o canal infra-orbital também não foi visualizado.

Os infra-orbitais posteriores são expandidos e contatam a margem anterior do pré-opérculo, cobrindo a face por completo, a exemplo do que ocorre com *A. vulpes*. Nos demais táxons, parte da face fica exposta, principalmente a superfície articular do hiomandibular.

#### MAXILA SUPERIOR

O **pré-maxilar** (PMX, fig.11) é um pequeno osso triangular, ocupando menos do que a metade da abertura da boca e carece de canal sensorial (em contraste com *A. vulpes*). Dorso-medialmente, possui um processo bem marcado para articulação com o rostrodermetmóide. Apresenta uma almofada de dentes viliformes na sua borda oral, tal como *E. saurus* e *P. cearensis* e ligeiramente diferente de *A. vulpes*.

O **maxilar** (MX, fig.11) é um osso muito longo, estendendo-se ligeiramente além da margem posterior da órbita e terminando em bisel. Apresenta uma ornamentação vermicular longitudinal, não observada para nenhum dos outros táxons. Em sua extremidade anterior, o osso exibe uma leve curvatura, onde origina-se uma proeminência arredondada, que corresponde à cabeça articular do maxilar. Uma almofada de pequenos dentes viliformes está presente ao longo de toda a extensão da borda oral do maxilar, como em *P. cearensis* e *E. saurus*, sendo este osso edêntulo em *A. vulpes*.



O **supramaxilar** (SMX, fig.11) está representado por um único elemento, que repousa na borda dorsal do maxilar. Trata-se de um osso pequeno e comprimido, apresentando uma forma de gota, onde a porção posterior é mais alargada, tornando-se gradativamente mais afilada e projetando-se anteriormente como um espinho. Apresenta uma ornamentação similar à do maxilar, também não observada nos demais táxons. Apenas em *E. saurus*, há a presença de dois pequenos supramaxilares lisos.

## MANDÍBULA

Tipicamente para Elopomorpha, o retroarticular não está presente, já que é fusionado ao angular, formando um osso composto denominado **ângulo-retroarticular** (ARART, fig.12), que contribui para a porção lateral da faceta articular para o quadrado.

A mandíbula é bem desenvolvida, robusta e alongada. A articulação quadrado-mandibular está situada posteriormente à órbita, tal como em *E. saurus* e *P. cearensis*; em *A. vulpes*, esta se encontra no nível médio da órbita.

O **dentário** (D, fig.12) é um osso de grandes dimensões, formando a maior parte da mandíbula e apresentando a típica forma em “V”. Possui sínfise baixa, sendo moderadamente alto ao longo de toda a sua extensão, tornando-se acentuadamente alto onde surge o processo coronóide. A borda oral exibe a almofada de dentes viliformes apenas em sua porção ântero-mediana. O canal sensorial mandibular corre dentro de uma conspícua dilatação tubular por toda a extensão mediana do dentário e do ângulo-retroarticular. A passagem do canal para o ângulo-retroarticular é marcada por um poro situado na face látero-posterior do dentário. Este osso apresenta uma acentuada depressão

ventro-lateral imediatamente abaixo da dilatação que carrega o canal mandibular.

Comparativamente, a mandíbula de *P. cearensis* é baixa e retilínea, com dentição similar à de *B. latum*, porém estendendo-se até a região comissural. Em *E. saurus*, a mandíbula é igualmente baixa, embora levemente arqueada em sua região anterior, com a dentição também distribuída até a comissura da boca. *A. vulpes* apresenta a mandíbula bem diferenciada, sendo esta caracteristicamente curta e alta. *B. latum*, *P. cearensis* e *E. saurus* compartilham a presença da dilatação tubular para a passagem do canal sensorial mandibular, em contraste com *A. vulpes*, na qual este percorre a mandíbula através de uma canaleta ventral.

O **ângulo-retroarticular** (ARART, fig 12) possui uma forma subtrapezoidal, contatando o dentário através de uma sutura angulosa. Trata-se de um osso alto, cuja superfície dorsal é bastante convexa, contribuindo para a porção terminal do processo coronóide. Posteriormente, observa-se uma reduzida e lisa superfície para a provável inserção do músculo *adductor mandibulae* divisão 2. Uma bem escavada faceta articular para o quadrado está localizada na borda póstero-dorsal do ângulo-retroarticular. Posteriormente, o osso termina em um processo robusto, que ultrapassa o limite do côndilo do quadrado, similar ao que ocorre em *E. saurus* e *P. cearensis*, mas distinto de *A. vulpes*, na qual este processo está ausente.

Uma grande, alongada e ovóide **placa gular** está presente, portando uma delicada ornamentação sob a forma de finas estrias longitudinais. Tal estrutura é bastante similar da encontrada em *P. cearensis* e um tanto diferente em *E. saurus* (larga e horizontal) e *A. vulpes* (estreita e vertical).

## SÉRIE HIOPALATINA

O componente ventral do *suspensorium* é levemente inclinado para frente, diferente do que ocorre em *P. cearensis* e *E. saurus*, onde este componente é vertical. Em *A. vulpes*, esta inclinação é muito acentuada.

O **hiomandibular** (HM, fig.13) é um osso de grandes dimensões, maciço e exibe uma forma de machado. É verticalmente orientado e articula com o neurocrânio através de uma alongada e contínua faceta. O processo opercular é curto, robusto e arredondado, estando localizado no terço superior do osso; sua articulação com o opérculo forma um ângulo reto em relação ao eixo de ambos os ossos. O forame para o *ramus hyomandibularis* do nervo facial perfura o hiomandibular em sua face interna. Anteriormente, o osso apresenta uma lâmina membranosa pouca desenvolvida, onde se encaixariam provavelmente os músculos *levator arcus palatini* e *adductor mandibulae*. O braço ventral do osso é alongado, terminando em uma extremidade pontiaguda. Ao contrário do que ocorre em *A. vulpes* (fig.14), não há fenestra entre o hiomandibular e o metapterigóide (fenestra metapterigóide-hiomandibular, *sensu* Figueiredo *et al.*, 2002). Em termos comparativos, o hiomandibular de *A. vulpes* e *E. saurus* (fig.14) distingue-se consideravelmente daquele de *B. latum*, sobretudo pela presença de uma extensa e larga lâmina anterior para o encaixe muscular e de duas cabeças de articulação com o neurocrânio. Por outro lado, o hiomandibular de *P. cearensis* (fig.14) assemelha-se ao de *B. latum* pelas dimensões e comprimento do braço vertical, embora este seja mais largo no primeiro. O processo opercular é extremamente reduzido em *A. vulpes*, apresenta uma condição intermediária em *B. latum* e é proeminente nos dois outros táxons.

O **metapterigóide** (MTP, fig.13) é um pequeno osso exibindo um distinto formato cordiforme e carecendo de plataforma médio-dorsal. Sua borda ventral é levemente convexa e contata a face dorsal do quadrado. Pósterodorsalmente, o metapterigóide é suturado ao hiomandibular; anteriormente, contata o robusto endopterigóide. Quando comparado aos demais táxons(fig.14), o metapterigóide de *B. latum* mostra-se proporcionalmente menor. Em *E. saurus* e *P. cearensis*, esta estrutura é bem desenvolvida e bastante semelhante. Adicionalmente, em *A. vulpes* este osso é trapezoidal e possui uma pronunciada plataforma médio-dorsal, além de contribuir para a formação da fenestra metapterigóide-hiomandibular.

O **quadrado** (QU, fig.13) é um osso em forma de leque, quase tão alto quanto largo, de dimensões similares ao metapterigóide. O processo ventral é curto e levemente acuminado, formando junto com o corpo do quadrado um entalhe moderadamente largo, que se estende um pouco além da metade do osso. Ântero-ventralmente, o osso apresenta um moderado e arredondado côndilo articular. As diferenças verificadas para o quadrado nos demais táxons são relativas principalmente às dimensões, sendo este osso mais largo do que alto em *E. saurus* e *P. cearensis*. Adicionalmente, em *A. vulpes* o processo ventral do quadrado é mais alongado e acompanha toda a extensão do braço horizontal do pré-opérculo.

O **simplético** é um osso cilíndrico e moderadamente robusto. Está inserido no entalhe do quadrado, projetando-se em direção à extremidade ventral do hiomandibular. Em *A. vulpes*, o simplético é um osso muito alongado e laminar; em *E. saurus* e *P. cearensis*, é um osso cilíndrico e consideravelmente robusto.

O **ectopterigóide** é um estreito osso laminar e arqueado, que contata anteriormente o autopalatino. Em todos os exemplares examinados, não foi possível verificar a presença de placa dentária. Comparativamente, este osso se assemelha àquele encontrado em *E. saurus* e *P. cearensis*, diferindo do de *A. vulpes*, que é um osso robusto contendo um processo proeminente em sua borda póstero-dorsal (processo posterior do ectopterigóide, *sensu* Figueiredo *et al.*, 2002).

O **endopterigóide** é alongado e fortemente ossificado. Sua superfície medial é convexa é coberta por uma placa suboval contendo inúmeros e pequenos dentes molariformes, similar à encontrada no paresfenóide. Dorso-medialmente, o endopterigóide margeia o paresfenóide, formando uma campânula compacta, que se encaixa na porção denteada do basibranquial. Esta placa é uma estrutura bem desenvolvida e oval, com sua superfície dorsal marcadamente convexa, portando também dentes molariformes e cobrindo os ossos basibranquiais. Tal feição é bastante similar à encontrada em *A. vulpes*, diferindo consideravelmente dos outros táxons.

O **palatino** está situado látero-posteriormente em relação ao vômer. Mostra distintamente seus dois componentes, o autopalatino e o dermopalatino, ou seja, não há fusão de ambos os ossos. O autopalatino é o menor dos dois e apresenta a forma de uma cúpula que recebe a extremidade anterior do ectopterigóide e repousa sobre o dermopalatino. Este é um osso alongado, portando numerosos dentes pequenos e pontiagudos. A presença dos dois componentes pode simplesmente representar um caráter ontogenético, a exemplo do que ocorre em *E. saurus*, no qual a fusão se dá em indivíduos adultos. Em termos comparativos, difere de *A. vulpes* e *P. cearensis*,

pois nestas espécies o palatino é um osso único (fusão do autopalatino e dermopalatino) e espatulado, apresentando uma superfície articular dorsal conspícua e arredondada para o mesetmóide. Com relação à dentição, esta é mais similar à de *E. saurus* e *P. cearensis*, principalmente pelo menor tamanho dos dentes.

## BARRA HIÓIDE

O **cerato-hial anterior** é um osso alto, curto e robusto, não apresentando constrição mediana. Dorsalmente, nota-se a presença do canal para a passagem da artéria aferente hióidea. As feições do cerato-hial anterior assemelham-se às de *A. vulpes*, diferindo dos dois outros táxons, que apresentam este osso mais estreito e alongado. Ântero-ventralmente, o osso articula com um pequeno hipial dorsal e com um desenvolvido e alto hipial ventral, ambos sendo perfurados para dar passagem à artéria hióidea, tal como em *P. cearensis* (*fide* Maisey & Blum, 1991).

O **cerato-hial posterior** é um osso subtriangular, robusto, porém mais curto do que o cerato-hial anterior, sendo articulado com este através de uma sutura levemente curvilínea. Sua extremidade póstero-dorsal apresenta um entalhe reduzido para o inter-hial. As feições do cerato-hial posterior também assemelham-se às de *A. vulpes*, principalmente pelas proporções de ambos os ossos.

Cerca de 10 **raios branquiostégios** curtos, arqueados e relativamente grossos estão presentes em *B. latum*. Aparentemente, apresentam o mesmo comprimento e são distribuídos ao longo da maior extensão do cerato-hial anterior, exceto por dois ou três elementos de maior tamanho articulados com o

cerato-hial posterior. Os raios branquiostégios são similares aos encontrados em *A. vulpes*, diferindo dos outros dois táxons nos quais são muito mais numerosos (cerca de 25 raios em *E. saurus* e *P. cearensis*) e finos.

## CINTURAS, NADADEIRAS E COLUNA VERTEBRAL

A conservação da cintura peitoral é precária em todos os espécimes. A nadadeira peitoral encontra-se em posição baixa no corpo do peixe, o que caracteriza uma condição primitiva também constatada em *A. vulpes*, *E. saurus* e *P. cearensis*, e é composta por, pelo menos, 15 raios. A nadadeira pélvica está em posição abdominal e situada na altura da 29ª vértebra, um pouco anterior ao início da nadadeira dorsal.

Poucos dos exemplares estudados apresentavam coluna vertebral integralmente preservada. Podem ser contados 62 centros vertebrais no exemplar MN 5930-V (fig 15), enquanto no exemplar DGM 289- P a contagem é de 54 vértebras. A diferença no número de vértebras é tida como um caráter de suma importância para a separação das espécies de *Brannerion* (Blum, 1991), não havendo registro de variação intra-específica relativa a este caráter. Os centros vertebrais são estreitamente articulados, com *pit* notocordal reduzido ou ausente. São holospondílicas, com a altura superando o comprimento. Cada centro tem formato subcilíndrico, apresentando um padrão de franjamento (fig 16) similar ao de *E. saurus* e *P. cearensis*, diferindo dos centros de *A. vulpes*, que são lisos, em forma de ampulheta, e contêm uma barra horizontal em sua superfície lateral, flanqueada por dois sulcos relativamente profundos. Todos os arcos neurais e hemais são autogênicos, o que pode ser verificado pela presença de sulcos nas regiões dorsal e ventral

dos centros vertebrais para o encaixe destes arcos.

Os supraneurais (fig. 17) estão presentes, e pelo menos, 19 podem ser contados. Esses ossos encontram-se acima da coluna vertebral, formando uma fileira no espaço situado entre a região posterior do crânio e o início da nadadeira dorsal, o último supraneural sempre precedendo o primeiro pterigióforo desta. Os supraneurais mais anteriores, em especial o primeiro, são ossos largos, curtos e espatulados. A partir do terceiro, os supraneurais tornam-se ossos compridos e curvos, levemente inclinados uns sobre os outros. O formato destas estruturas em *B. latum* difere do padrão de *A. vulpes* e *E. saurus*, que apresentam ossos laminares mais alargados. Em *P. cearensis* os supraneurais também apresentam o formato de arco, embora sejam mais robustos.

Os ossos intermusculares epineurais e epipleurais (EPP, fig 15) encontram-se preservados, sendo ossos finos, alongados e retilíneos. São bem numerosos, e, embora não seja possível realizar uma contagem exata, estão presentes desde o início do esqueleto axial até o pedúnculo caudal, condição não observada para nenhum dos táxons examinados.

A nadadeira dorsal tem origem na altura do 30º centro vertebral e possui base alongada, sendo composta por, pelo menos, 16 raios, sendo o quarto raio mais alongado que os demais. Estes quatro primeiros raios não são ramificados. Os pterigióforos (fig 17), 17 no total, formam uma fileira de ossos arranjados em ordem decrescente de tamanho, sendo compostos por uma haste alongada e uma expansão laminar na região posterior. O primeiro pterigióforo apresenta adicionalmente uma expansão laminar em sua região anterior, que se alarga em sua porção dorsal, produzindo uma feição de lâmina



de machado.

A nadadeira anal tem início na altura do 42º centro vertebral e apresenta base muito longa. Possui, pelo menos, 19 raios, sendo o quarto raio mais alongado, tal como a nadadeira dorsal. Dezenove pterigióforos (fig 18) formam a base da nadadeira anal. Estes são mais longos que os da nadadeira dorsal e suas expansões laminares não são tão alargadas. Assim como na nadadeira dorsal, o comprimento decresce do primeiro para o último pterigióforo. O primeiro pterigióforo, mais alongado, apresenta uma expansão laminar anterior, não tão proeminente como no primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal.

Comparando as nadadeiras dorsal e anal com as dos demais táxons, constata-se que apenas *B. latum* possui o quarto raio mais alongado em ambas, bem como a base da anal mais longa.

## ESQUELETO CAUDAL

A descrição do esqueleto caudal (fig 19) foi baseada na observação dos exemplares MN 5929-V, MN 5930, PZ.UERJ 479, PZ.UERJ 480, PZ.UERJ 481 e PZ.UERJ 483. Estão presentes seis hipurais e apenas no exemplar PZ.UERJ 481 foi observado um provável sétimo hipural. A presença de um sétimo hipural foi mencionada por Blum (1991) na diagnose emendada do gênero, embora em nenhuma das figuras apresentadas pelo autor tal estrutura tenha sido ilustrada. No exemplar PZ.UERJ 481, provavelmente devido à sua preservação, verifica-se um arranjo diferente do observado nos demais exemplares, existindo um espaço não usual entre os hipurais 3 e 4, sendo que os hipurais 4-7 apresentam uma curvatura atípica. Adicionalmente, os hipurais 4 e 5 apresentam dimensões aproximadas, feição não observada nos demais

exemplares. Dois centros urais estão presentes, o segundo centro ural apresentando a forma de um bastão alongado. O paripural, autogênico, apresenta um processo alongado e digitiforme em sua porção anterior. Os hipurais 1 e 2 apresentam-se fusionados na região proximal, sendo que o hipural 1 é bem mais largo que o 2, que se apresenta na forma de um fino bastão. Na porção anterior do hipural 1, pode ser observada uma projeção angulosa, que contata o paripural. O diastema observado após o hipural 2 é bem amplo, quando comparado àquele dos outros táxons (*E. saurus*, *A. vulpes* e *P. cearensis* apresentam um diastema bem reduzido), e mesmo se comparado às ilustrações de *Brannerion* apresentadas por Blum (1991), embora o autor não tenha feito nenhuma referência ao fato. Os hipurais 3-5 encontram-se associados ao centro ural 2, e os hipurais 6-7 já não mantêm contato com este centro, encontrando-se acima dos hipurais anteriores. O hipural 3 é menor que o hipural 1, porém é o mais largo de todos. O hipural 4 possui comprimento similar ao hipural 3, só que mais estreito, apresentando uma côncava extremidade proximal para o contato com o centro ural 2. O hipural 5 já não apresenta o formato de espátula dos hipurais anteriores, aproximando-se mais da forma de um bastão. É ainda menor que o hipural 4 e sua base de contato com o centro ural 2 é afilada, em bisel. O hipural 6 apresenta a forma exata de um bastão, tal qual o hipural 7, que é ainda menor e mais afilado que aquele. Dois uroneurais se encontram preservados: o primeiro, bem longo, estendendo-se até o centro pré-ural 2; o segundo, contatando toda a extensão do centro ural 2 e atingindo o centro ural 1 (padrão semelhante ao encontrado em *E. saurus*).

## ESCAMAS

O corpo de *B. latum* é coberto por pequenas e delgadas escamas ciclóides, que não cobrem a cabeça. Estão fortemente imbricadas no corpo, tornando sua porção exposta aproximadamente duas vezes mais alta do que comprida. Os *circulii* são evidentes em toda a sua superfície, bem como numerosos *radii* horizontais estão presentes em sua extremidade posterior. O padrão de disposição e os caracteres das escamas assemelham-se mais aos encontrados em *A. vulpes*.

As escamas da linha lateral são atravessadas em sua linha mediana pelo canal sensorial, representado por um tubo simples, carecendo de ramificações. A contagem destas escamas variou entre os espécimes: no MN 5936-V, cerca de 63 escamas foram contadas; já no DGM 727-P, apenas 47 escamas estão presentes.

## IV. RESULTADOS E DISCUSSÃO:

### 1. OSTEOLOGIA E TAXONOMIA

A osteologia de *B. latum*, embora já tenha sido abordada em trabalhos anteriores (e.g., Jordan & Branner, 1908; Jordan, 1919; Jordan, 1923; Silva Santos & Valença, 1968; Blum, 1991; Silva Santos, 1991a), nunca foi apresentada de forma completamente satisfatória. A maioria desses trabalhos, embora sejam de suma importância para a compreensão da problemática envolvendo a taxonomia do gênero, prendiam-se a relatos sobre escamas ou tamanho e forma do corpo dos espécimes estudados, carecendo de informações sobre a maior parte das estruturas do neurocrânio. Blum (1991)

apresentou uma boa revisão do gênero, mas, apesar de sua descrição ser a mais completa encontrada na literatura até o presente momento, mostra-se pouco detalhada, deixando várias lacunas com relação a muitas estruturas anatômicas, além de apresentar incongruências com a redescrição osteológica proposta na presente dissertação. Tal redescrição foi proposta como uma tentativa de preencher as lacunas deixadas por esses trabalhos e o refinamento anatômico só foi possível por estar amparado em exemplares bem preservados, sendo alguns preparados quimicamente. A seguir, serão destacados e criticamente comentados os caracteres divergentes na literatura, bem como aqueles nunca antes apresentados.

O teto craniano de *B. latum*, que constituía uma informação inédita até o momento, revelou semelhanças com o de *A. vulpes*, principalmente pela escavação anterior no frontal, que marca o trajeto do canal sensorial supra-orbital. Além disso, alguns caracteres verificados nessa região foram de grande relevância para a análise filogenética aqui realizada (e.g., contato entre o epioccipital e o parietal, canal sensorial supra-orbital não atingindo o parietal).

O palatino é aparentemente composto por seus dois elementos, o autopalatino e o dermopalatino, fato também observado em exemplares juvenis de *E. saurus* (observação pessoal) e *E. lacerta* (Taverne, 1974). Tal feição, no entanto, pode ser interpretada como a condição do caráter que se modifica durante a ontogenia.

Existe uma ponte óssea ligando o pró-ótico ao intercalar, condição primitiva também observada em *E. saurus* e *P. cearensis*, embora Maisey & Blum (1991) afirmem a inexistência dessa estrutura no último táxon.

No exoccipital, foi notada a presença de um forame acessório para o nervo glossofaríngeo, que está alinhado horizontalmente aos outros dois forames contidos nesse osso (IX e X). Esse arranjo horizontal dos forames do exoccipital é bem característico de *B. latum*, contrastando com padrão oblíquo encontrado nos outros táxons.

A abertura posterior do miotomo posterior delimitada pelo paresfenóide e o basioccipital é bastante diminuta, similar à *A. vulpes*, embora ainda mais reduzida do que nesta espécie.

O pré-opérculo de *B. latum*, com suas duas lâminas sobrepostas e interligadas por pequenas pontes ósseas formando uma bainha para o canal sensorial pré-opercular, é um padrão também encontrado em *A. vulpes*, diferindo do pré-opérculo geralmente presente em Albuliformes.

Os ossos da série infra-orbital, ao contrário do referido por Blum (1991), cobrem totalmente a face, não deixando exposto o hiomandibular, como observado em outros Elopomorpha (e.g., *E. saurus*). Outra observação importante relacionada aos infra-orbitais é a presença de canal sensorial infra-orbital nos três primeiros ossos da série, em contraste com o apresentado por Blum (1991), que aponta a passagem desse canal apenas nos ossos posteriores desta.

A dentição encontrada em *B. latum* é bem peculiar pois, apesar da presença de uma placa dentária contendo dentes molariformes no paresfenóide, endopterigóide e basibranquiais (indicando hábito alimentar durofágico), em outros ossos (vômer, dentário, pré-maxilar, maxilar e palatino) foi notada a presença de dentes viliformes.

Em relação à maxila superior, pode-se destacar a ornamentação vermicular longitudinal encontrada no maxilar, feição não observada para nenhum outro táxon dentre os examinados. Essa ornamentação também está presente no supramaxilar, que é um osso único e em forma de gota.

O componente ventral do *suspensorium* apresenta uma ligeira inclinação para frente, contrastando com os de *E. saurus* e *P. cearensis*, que são verticalmente orientados, ficando em uma posição relativamente intermediária ao encontrado em *A. vulpes*, que apresenta marcada inclinação.

Ossos intermusculares epipleurais e epineurais foram observados por toda a extensão do esqueleto axial em *B. latum*, atingindo o pedúnculo caudal, contrastando com a reconstituição encontrada em Blum (1991), na qual esses ossos podem ser observados apenas para a porção anterior do esqueleto axial.

Uma diferença no número de centros vertebrais foi observada: um exemplar apresentando 62 centros vertebrais e o outro 54. Essa diferença foi anteriormente assinalada por Blum (1991) como sendo um caráter de suma importância para a diagnose das duas espécies de *Brannerion* encontradas na fauna (*B. latum*, de maior número vertebral; e uma espécie ainda não descrita, a qual o autor se refere como *Brannerion* sp. A, com menor número). Como apenas em dois dos exemplares foi possível observar esqueleto axial completo, pouco pode ser atestado sobre esse caráter, embora seja importante afirmar que não há registro de tamanha variação intra-específica no número vertebral para Elopomorpha na literatura ictiológica.

Além da variação no número de centro vertebrais, Blum (1991) apontou outras características diagnósticas entre as espécies de *Brannerion*, sendo que o próprio autor definiu essas diferenças como sendo tênues. Uma destas seria

relativa à largura e feição da placa dentária do paresfenóide: larga e côncava em *B. latum* e mais estreita e achatada em *B. sp. A*. Associado a este caráter, o autor afirma que *B. latum* possui uma larga abertura anterior no miódomo posterior, em contraste com *B. sp. A*, com esta abertura estreita. Tal fato não foi verificado nos espécimes aqui estudados. No exemplar Pz.UERJ 481, onde estas feições são melhor visualizadas, atribuído à *B. latum*, constatou-se que apesar da placa dentária do paresfenóide ser larga e côncava, a abertura posterior do miódomo é estreita.

Embora os caracteres diagnósticos sejam ainda insuficientes para a proposição formal de uma nova espécie de *Brannerion*, é provável a sua existência. Além das feições já abordadas, outras possíveis características de cunho taxonômico foram levantadas no presente trabalho, que poderiam sustentar a criação de uma nova entidade nominal. Uma delas está relacionada à distribuição dos supraneurais, que, na maioria dos espécimes, atinge o primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal, não o ultrapassando. Entretanto, em alguns exemplares, os supraneurais parecem ocorrer entre os primeiros pterigióforos da dorsal. Uma outra é relativa ao número de escamas da linha lateral, que variou consideravelmente em alguns espécimes (63 contra 47). Uma terceira diz respeito ao diastema formado entre os hipurais 2 e 3, que, apesar de bastante amplo em todos os exemplares aqui estudados, difere das ilustrações representadas por desenhos, fotografias e reconstituições contidas em Blum (1991), onde claramente pode ser visto que este diastema é mínimo.

O posicionamento taxonômico do gênero *Brannerion* é motivo ainda de muita controvérsia. Este táxon foi classificado na família Elopidae até o trabalho de D'Erasmus (1938). Entretanto, Figueiredo & Silva Santos (1990) excluíram-no

definitivamente deste táxon, com base em caracteres do *suspensorium* e dentição, deixando-o como Elopomorpha *incertae sedis*. Blum (1991) assinalou o gênero como Albuloidi *incertae sedis*, enquanto que Forey *et al.* (1996) classificaram-no como Albuliformes *incertae sedis*.

Elopomorpha foi proposto por Greenwood *et al.* (1966) com base em uma combinação de caracteres. Posteriormente, vários autores dentro de um contexto cladístico definiram o grupo com base nas seguintes sinapomorfias: larva leptocéfala, ossículos rostrais e fusionamento do angular com o retroarticular (Forey, 1973; Patterson & Rosen, 1977; Forey *et al.*, 1996). Trabalhos recentes utilizando dados morfológicos e moleculares (*e.g.*, Filleul, 2000; Filleul & Lavoué, 2000) criticaram o monofiletismo de Elopomorpha, considerando o grupo parafilético. Nesse contexto, Elopiformes é considerado grupo-irmão de um clado formado por [Osteoglossomorpha + (Albuliformes + Clupeocephala)]. Entretanto, nesses trabalhos vários fósseis de peixes elopomorfos foram excluídos da análise (*e.g.*, *Paraelops*, *Deltaichthys*, *Osmeroides* e *Brannerion*), de modo que a posição sistemática deles permanecia não esclarecida.

## 2. FILOGENIA

Os caracteres listados abaixo foram utilizados na construção da hipótese filogenética das inter-relações dos táxons de Albuliformes, sendo a maioria (1-16) ligeiramente modificada de Gallo & Figueiredo (2002). A condição primitiva é codificada como “0” e a derivada, “1”. Considerando que a maior parte dos caracteres já foi discutida ao longo da descrição de *B. latum*, não houve a necessidade de apresentar uma “Lista Comentada de Caracteres”.



- (1) Basi-hial: denteado (0); edêntulo (1)
- (2) Maxilar: denteado (0); edêntulo (1)
- (3) Quinto infra-orbital: não cobrindo a face (0); cobrindo a face (1)
- (4) Etmóide lateral: não suturado (0); suturado ao paresfenóide (1)
- (5) Parietais: não cobrindo (0); cobrindo a face lateral do supraoccipital (1)
- (6) Processo posterior no autopalatino: ausente (0); presente (1)
- (7) Placa gular: larga e horizontal (0); estreita e vertical (1)
- (8) Septo interorbital ossificado: ausente (0); presente (1)
- (9) Relação entre os braços vertical e horizontal do pré-opérculo: vertical mais longo do que o horizontal (0); vertical mais curto ou de igual comprimento que o horizontal (1)
- (10) Processo ventral do quadrado: curto (0); muito alongado (1)
- (11) Sulco na face externa do hiomandibular: ausente (0); presente (1)
- (12) Ossos do teto craniano: lisos (0); ornamentados (1)
- (13) Contato entre epioccipital e parietal: presente (0); ausente (1)
- (14) Canal sensorial supra-orbital: atingindo o parietal (0); não atingindo o parietal (1)
- (15) Dentição trituradora no paresfenóide, endopterigóide e basibranquial: ausente (0); presente (1)
- (16) Processo ascendente do subopérculo: curto, não atingindo a faceta articular para o hiomandibular (0); muito alongado, atingindo a faceta (1)
- (17) Fossa subepiótica: ausente (0); presente (1)
- (18) Ponte pró-ótico/intercalar: (0) presente; (1) ausente

A análise cladística foi empreendida no programa Hennig86 versão 1.5, com o auxílio do programa Tree Gardener, utilizando-se como grupo interno os táxons de Albuliformes *Albula vulpes*, †*Baugeichthys caeruleus*, †*Brannerion latum*, †*Deltaichthys albuloides*, †*Farinichthys gigas*, †*Lebonichthys gracilis*, †*Osmeroides lewesiensis*, †*Paraelops cearensis* e †*Phosphonatator oxyrhynchus*; e como grupo externo, *E. saurus*.

Em um primeiro procedimento, aplicou-se o algoritmo de busca exaustiva *implicit enumeration* (ie), que resultou em 45 árvores igualmente parcimoniosas (C = 31 passos; ic = 0,58; ir = 0,53). O consenso estrito aplicado a esta análise resultou em um cladograma com uma grande politomia, inviabilizando qualquer tipo de inferência filogenética. Por esta razão, um segundo procedimento foi realizado, através da aplicação da ponderação sucessiva, gerando três árvores igualmente parcimoniosas (C = 115 passos; ic = 0,88; ir = 0,87). O consenso estrito resultou em um cladograma com sete nós para nove táxons terminais (C = 115 passos; ic = 0,88; ir = 0,87).

A topologia encontrada foi (fig.20): *B. caeruleus* + (*B. latum* + (*P. cearensis* + (*O. lewesiensis* + *L. gracilis* *P. oxyrhynchus* + (*D. albuloides* + (*A. vulpes* + *F. gigas*)))))).

*B. caeruleus* aparece como um táxon basal, excluído do clado Albuliformes, embora Filleul (2000) tenha afirmado intuitivamente que este táxon seria um Albuliformes basal, classificando-o como um plésion *incertae sedis* dentro de Albuliformes. Na presente análise, o clado Albuliformes é suportado por uma única sinapomorfia [caráter 4 (1): etmóide lateral suturado ao paresfenóide; ic = 1], com *B. latum* aparecendo como o táxon basal do mesmo.

*Paraelops cearensis* faz parte do clado Albuliformes, embora em sua descrição original (Silva Santos, 1971) tenha sido classificado dentro de Elopidae (Elopiformes).

Há uma politomia envolvendo os táxons *L. gracilis* e *P. oxyrhynchus*, com posição variada nas três árvores obtidas na ponderação sucessiva, sendo que em uma delas aparecem como grupo-irmão.

O clado (*D. albuloides* + (*A. vulpes* + *F. gigas*)) é sustentado por uma sinapomorfia [caráter 6 (1): presença do processo posterior no autopalatino; ic = 1], sendo aqui denominado Albulidae. Embora Gallo & Figueiredo (2002) tenham definido o clado Albulidae (*Lebonichthys* + (*Deltaichthys* + (*Albula* + *Farinichthys*))) como sendo suportado por duas sinapomorfias (etmóide lateral suturado ao paresfenóide e dentição trituradora no basibranquial, endopterigóide e paresfenóide), tal fato não foi confirmado na presente análise, pois estes caracteres possuem uma distribuição mais abrangente.

O monofiletismo do clado (*A. vulpes* + *F. gigas*) é suportado pela presença de um longo processo ascendente no subopérculo atingindo a faceta articular para o hiomandibular [caráter 16 (1)].

Uma análise filogenética mais refinada é necessária para melhor elucidar as relações internas de Albuliformes, objetivando posicionar *B. latum* em um clado menos inclusivo. Para isso, novos caracteres deverão ser propostos, bem como uma revisão pormenorizada de todos os caracteres já utilizados. Este trabalho poderá ser facilitado na medida que mais e melhores exemplares dos táxons envolvidos forem sendo exaustivamente estudados.

## V. CONCLUSÕES:

- 1) A presente descrição osteológica de *B. latum* revelou informações inéditas sobre o neurocrânio, esqueleto axial e esqueleto caudal importantes para a compreensão da trajetória evolutiva do táxon.
- 2) Os dados aqui levantados sugerem a existência de uma nova espécie de *Brannerion*, embora não sejam suficientes ainda para formalizá-la.
- 3) Na análise filogenética empreendida, *Baugeichthys caeruleus* é excluído do clado Albuliformes.
- 4) O clado Albuliformes foi redefinido, tendo como táxon basal *B. latum*.
- 5) *Paraelops cearensis* faz parte do clado Albuliformes, embora compartilhe homoplasticamente caracteres com *Elops*.
- 6) Uma análise filogenética mais refinada mostra-se necessária para uma melhor compreensão das relações internas de Albuliformes.

## VI. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

- AGASSIZ, L. (1841) On the fossil fishes found by Mr. Gardner in the Province of Ceará, in the north of Brazil. *Edinburgh of New Philosophical Journal*, v. 30, p. 82-84.
- AMORIM, D.S. (1997) *Elementos básicos de sistemática filogenética*. 2.ed. Ribeirão Preto, Holos Editora e Sociedade Brasileira de Entomologia, 276p.
- AMORIM, D.S. (2002) *Fundamentos de Sistemática Filogenética*. Ribeirão Preto, Holos Editora, 156p.
- ARRATIA, G. (1997). Basal teleosts and teleostean phylogeny. *Palaeo Ichthyologica* 7:5-168.
- BERTHOU, P.Y. (1990), Le bassin d'Araripe et les petits bassins intracontinentaux voisins (N.E. du Brésil); formation et evolution dans le cadu de l'ouverture de l'Atlantique Equatorial. Comparaison avec les bassins ouest-africains situés dans le même contexte. **IN:** *Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste*, 1., Boletim..., Crato, DNPM/PIC/CPCA/SBP/SGB-NF, 1990:113-134.
- BLUM, S. (1991) *Brannerion* Jordan, 1919; pp. 218-237 **IN** J.G. Maisey (ed.), *Santana fossils: An illustrated atlas*. TFH Publications, Neptune City, New Jersey.
- BRITO, I.M. (1979) *Bacias Sedimentares e Formações Pós-Paleozóicas do Brasil*. Editora Interciência, Rio de Janeiro. 179p.
- CASTRO, R.M.C. & CASTRO, M.M.C. (1987) Proposta de uma nomenclatura osteológica para Characiformes (Pisces: Ostariophys). *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, Série Zoologia*, v. 3, n. 1, p.25-32.

- DINGERKUS, G. & UHLER, L.D. (1977). Enzyme clearing of alcian blue stained whole vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology*, 52(4):229-232.
- FARRIS, J.S. (1988). *Hennig 86 reference, version 1.0 (menu of software Hennig86)*. New York.
- FIELITZ, C. & D. BARDACK (1992). *Deltaichthys albuloides*, a new and unusually preserved albulid (Teleostei) probably from the Cretaceous of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12(2):133-141.
- FIGUEIREDO, F.J. & SILVA SANTOS, R. (1990) Novas considerações sobre a osteologia de *Brannerion vestitum* (Jordan & Branner, 1908) (Pisces, Teleostei) Chapada do Araripe, NE do Brasil. Resumo das Comunicações. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 62(2):204.
- FIGUEIREDO, F.J., GALLO, V. & SANTOS, H.R.S. (2002) A new appraisal of the suspensorium of albulid fishes. *Arquivos do Museu Nacional*, 60: 127-130.
- FILLEUL, A. (2000) *Baugeichthys caeruleus*, gen. et sp. nov., a new albuliform fish from the Hauterivian of the massif des Bauges (France). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20 (4): 637-644.
- FILLEUL, A. & LAVOUÉ, S. (2001) Basal teleosts and the question of elopomorph monophyly. Morphological and molecular approaches. *C.R. Acad. Sci. Paris* 324 (2001): 393-399.
- FOREY, P. L. (1973) A revision of the elopiform fishes, fossil and recent. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Geology Supplement 10:1-222.

- FOREY, P.L. (1977). The osteology of Notelops Woodward, Rhacolepis Agassiz, and Pachyrhizodus Dixon (Pisces: Teleostei). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Geology, 28(2):125-204.
- FOREY, P.L, D. T. J. LITTLEWOOD, P. RITCHIE & MEYER, A. (1996). *Interrelationships of Elopomorph fishes; pp. 175-191 IN M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti, and G. David Johnson (eds.), Interrelationships of Fishes. Academic Press, San Diego.*
- GALLO, V. & FIGUEIREDO, F.J. (2002) A new albulid fish (Teleostei: Elopomorpha) from the Paleocene of the Pernambuco-Paraíba Basin, Northeastern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22 (4): 747-758.
- GÓES, A.M.O.; FEIJÓ, F.J. (1994) Bacia do Parnaíba. *Boletim de Geociências da PETROBRAS*, v. 8, n. 1, p. 57-67.
- GREENWOOD, P.H. (1977). Notes on the anatomy and classification of elopomorph fishes. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Zoology, 32(4):65-102.
- HENNIG, W. (1950) *Grundzüge einer theorie der phylogenetischen systematic. Deutscher Zentralverlag. Berlin:370p.*
- HENNIG, W. (1966) *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Ill, Urbana.
- HENNIG, W. (1968) *Elementos de una Sistemática Filogenética*. EDUEBA, Buenos Aires.
- JORDAN, D.S. (1919) New genera of fossil fishes from Brasil. *Proceedings of the Academy of Natural Science*, 71:208-210.
- JORDAN, D.S. (1923) Peixes cretaceos do Ceará e Piauí. *Monographias do Serviço Geologico e Mineralogico do Brasil*, 3, p. 1-97.

- JORDAN, D.S.; BRANNER, J.C. (1908) The Cretaceous fishes of Ceará, Brazil. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 52 Quart. Issue, v. 5, n. 1, p. 1-29.
- KITCHING, I. J.; FOREY, P. L. ; HUMPHRIES, C. J. & WILLIAMS, D. M. (1998) *Cladistics: The Theory and Practice of Parsimony Analysis*, 2nd ed. The Systematics Association Publ. 11, Oxford University Press, Oxford, 228p.
- KNUDSEN, J.W., (1966) *Biological techniques*. Harper and Row Publishers. New York, Evanston and London.
- MAISEY, J.G. (1991) *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*. T.F.H. Publications, Neptune City, New Jersey, 459pp.
- MAISEY, J.G. (1993) The phylogenetic relationships of *Brannerion* (Elopomorpha; Albuloidei), Albian of Brazil. **IN:** *XIII Congresso Brasileiro de Paleontologia. Boletim de Resumos*, p. 123.
- MAISEY, J.G. (2000) Continental break-up and the distribution of fishes in Western Gondwana during the Early Cretaceous. *Cretaceous Research* 21: 281-314
- MAISEY, J.G. & BLUM, S. (1990) Elopomorph fishes of the Santana Formation; pp. 351-371 **IN** *Atas do I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste, Crato*.
- MAISEY, J.G. & BLUM, S. (1991) *Paraelops* Silva Santos, 1971; pp. 238-247 **IN** J.G. Maisey (ed.), *Santana fossils: An illustrated atlas*. TFH Publications, Neptune City, New Jersey.
- MARTILL, D. M., (1993), Fossil of the Santana and Crato Formations, Brazil. *Palaeontological Association Field Guides to Fossil*, 5: 1-159.
- NELSON, G. & PLATNICK, N., (1981) *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, New York, 567p.



- NIXON, K.C. & CARPENTER, J.M. (1993) On outgroups. *Cladistics*, 9:413-426.
- MINELLI, A. (1993) *Biological Systematics: The state of the art*. Chapman & Hall, London, 387p.
- NELSON, J. S. (1994) *Fishes of the World*, 3rd ed. John Wiley and Sons, Inc., New York, 600p.
- PONTE, F.C. & PONTE FILHO, F.C. (1996) Evolução tectônica e classificação da Bacia do Araripe. IN Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil, 4. Rio Claro, 1996. *Boletim...* Rio Claro, UNESP, p. 123-133.
- SCHUH, R.T. (2000) *Biological Systematics: Principles and Applications*. Cornell University Press, 256p.
- SILVA SANTOS, R. & Valença, J.G., (1968) A formação Santana e sua paleoictiofauna. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 40(3):339-360.
- SILVA SANTOS, R. (1991a) *Fósseis do Nordeste do Brasil: paleoictiofauna da Chapada do Araripe*, UERJ, Rio de Janeiro, 64p.
- SILVA SANTOS, R. (1991b) Paleogeography of the Araripe Basin; p. 40-43 IN J.G. Maisey (ed.), *Santana fossils: An illustrated atlas*. TFH Publications, Neptune City, New Jersey.
- SILVA SANTOS, R. (1994) Ictiofauna da Formação Codó, Cretáceo Inferior, com a descrição de um novo táxon - *Codoichthys camavali*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 66(2): 131-143.
- TAVERNE, L. (1974) L'ostéologie d'*Elops* Linné, C., 1766 (Pisces Elopiformes) et son intérêt phylogénétique. *Mémoires de la Classe des Sciences de l'Académie Royale de Belgique* Collection in-VIII, Série II, 41(2):1-96.
- TOOMBS, H.A. & RIXON, A.E. (1959) The use of acids in the preparation of vertebrate fossils. *Curator*, 2: 304-312.

WILEY, E.O., (1981) *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. New York, John Wiley and Sons.

WILEY, E.O.; SIEGEL-CAUSEY, D.; BROOKS, D.R. & FUNK, V.A. (1991): *The compleat cladistic. A primer of phylogenetic procedures*. Special Publication n. 19, The University of Kansas, Museum of Natural History, Lawrence, Kansas.

WOODWARD, A.S. (1887) On the fossil teleostean genus *Rhacolepis* Agassiz. *Proc. Zool. Soc. London*, 1887:535-542.

VII. APÉNDICE:

MATRIZ DE CARACTERES VERSUS TÁXONS

<div>Caracteres</div> <div>Táxons</div>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>E. saurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. vulpes</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1
† <i>B. caeruleus</i>	?	?	1	0	1	?	?	0	0	0	0	0	?	1	?	0	?	?
† <i>B. latum</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
† <i>D. albuloides</i>	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1
† <i>F. gigas</i>	?	?	1	1	0	1	?	1	1	1	1	0	1	0	1	1	?	0
† <i>L. gracilis</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	?	0	0	1	0	1	1	0	?	1
† <i>O. lewesiensis</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1
† <i>P. cearensis</i>	?	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0
† <i>P. oxyrhynchus</i>	?	?	?	1	0	?	?	0	?	?	0	1	0	0	1	?	1	1

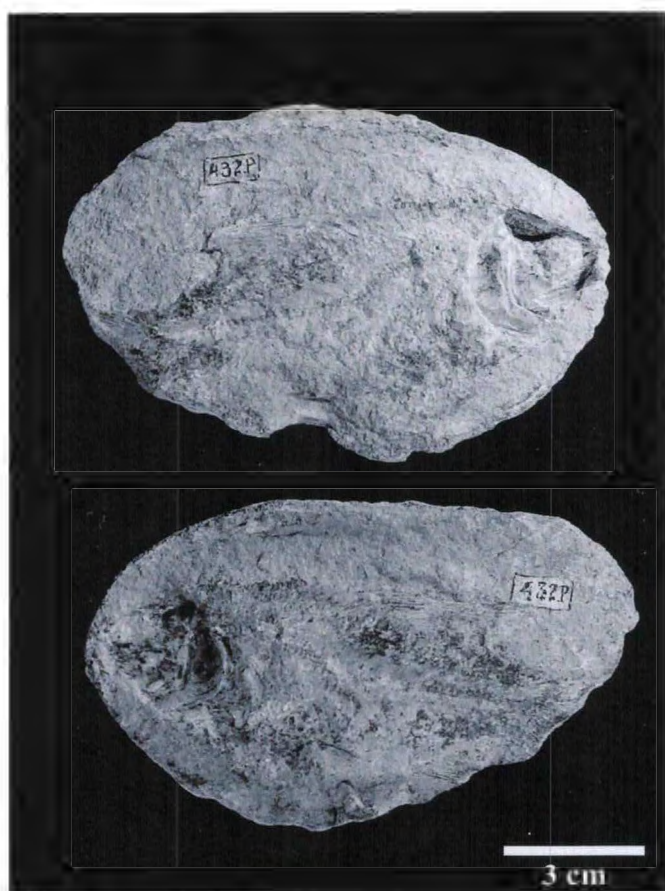


Figura 1: Concreção da Formação Codó (exemplar DGM 432-P).

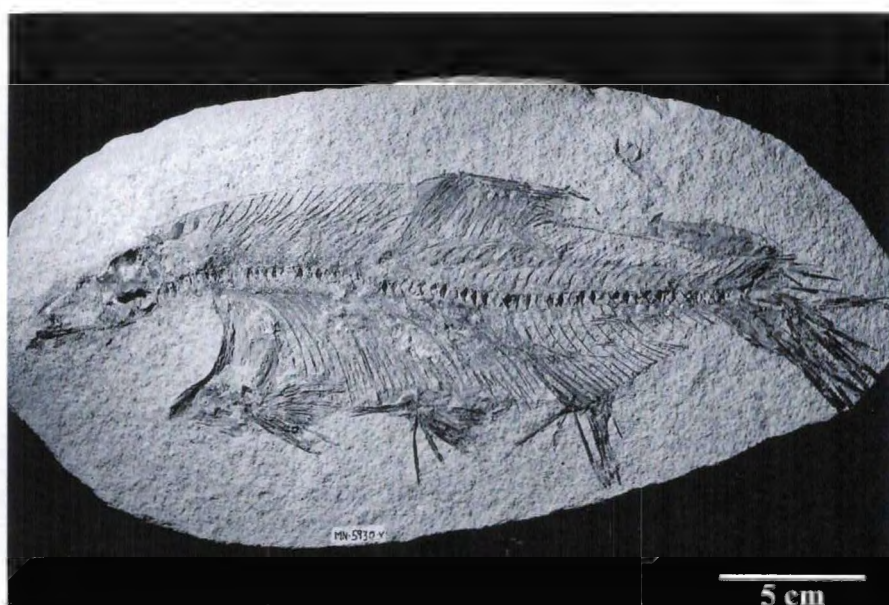


Figura 2: Concreção da Formação Santana (exemplar MN 5930-V).



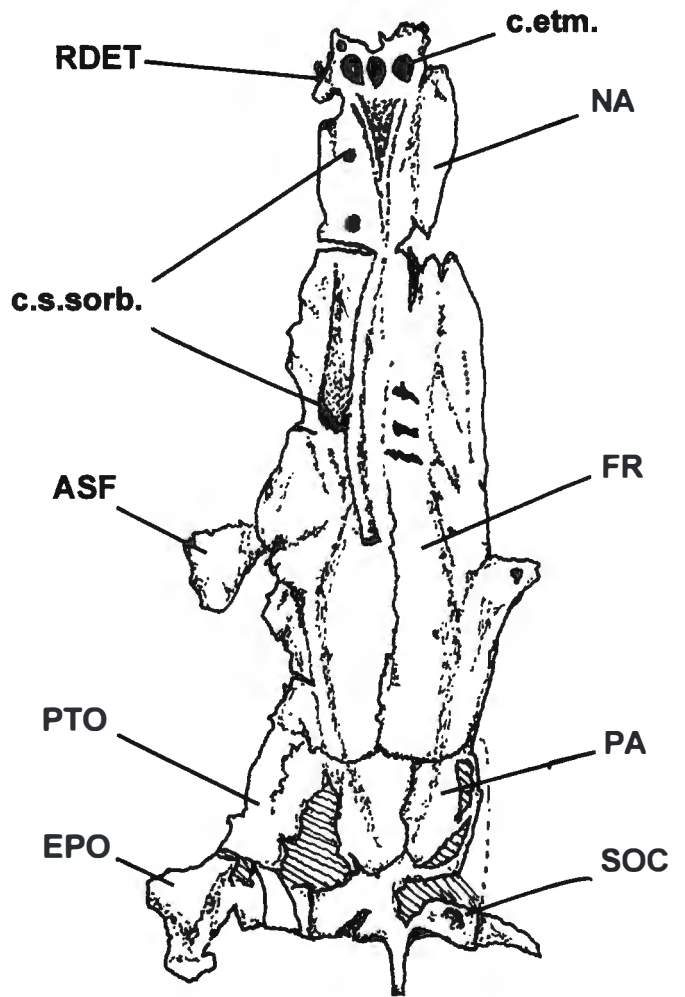


FIGURA 3: Teto craniano de *B. latum*, em vista dorsal (PZ.UERJ 481).

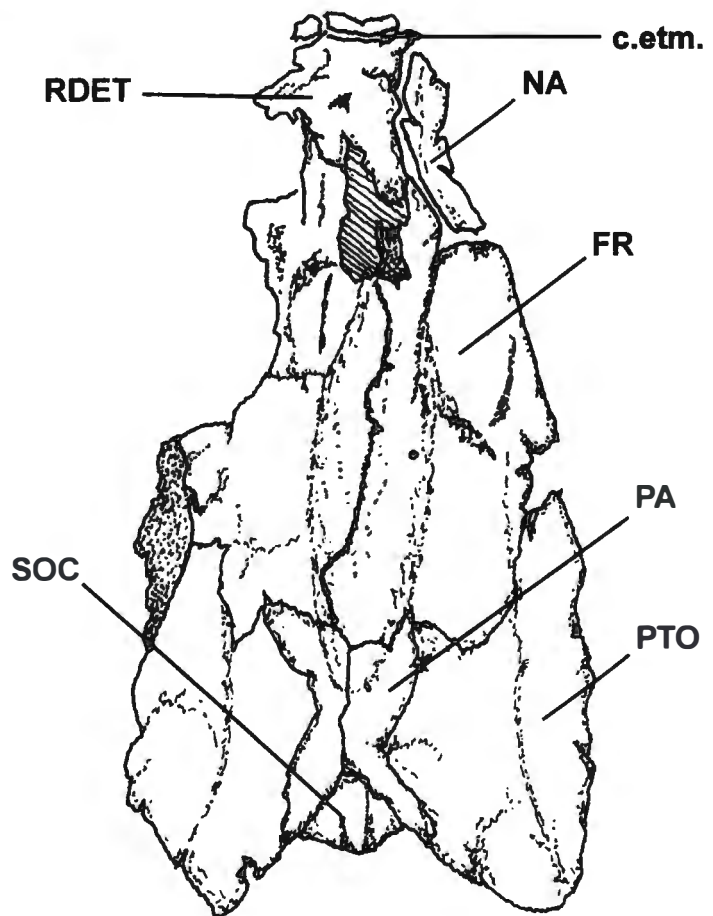
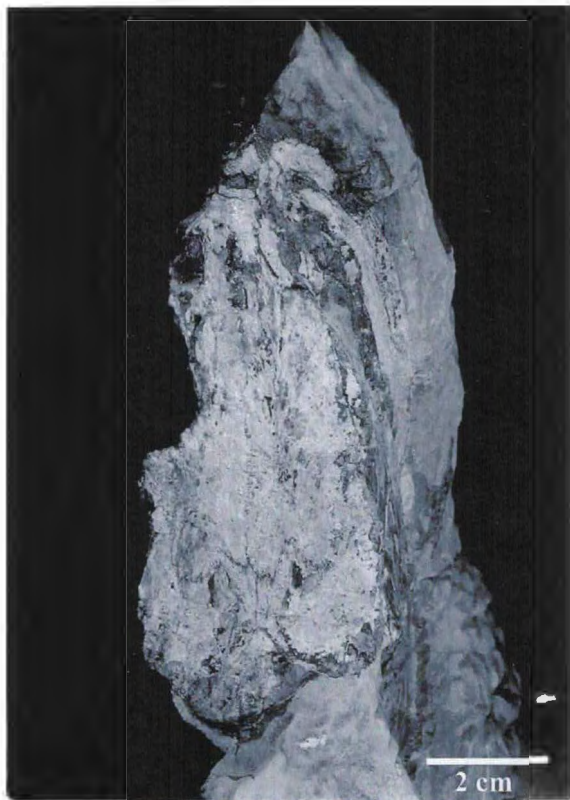


FIGURA 4: Teto craniano de *P. cearensis*, em vista dorsal.

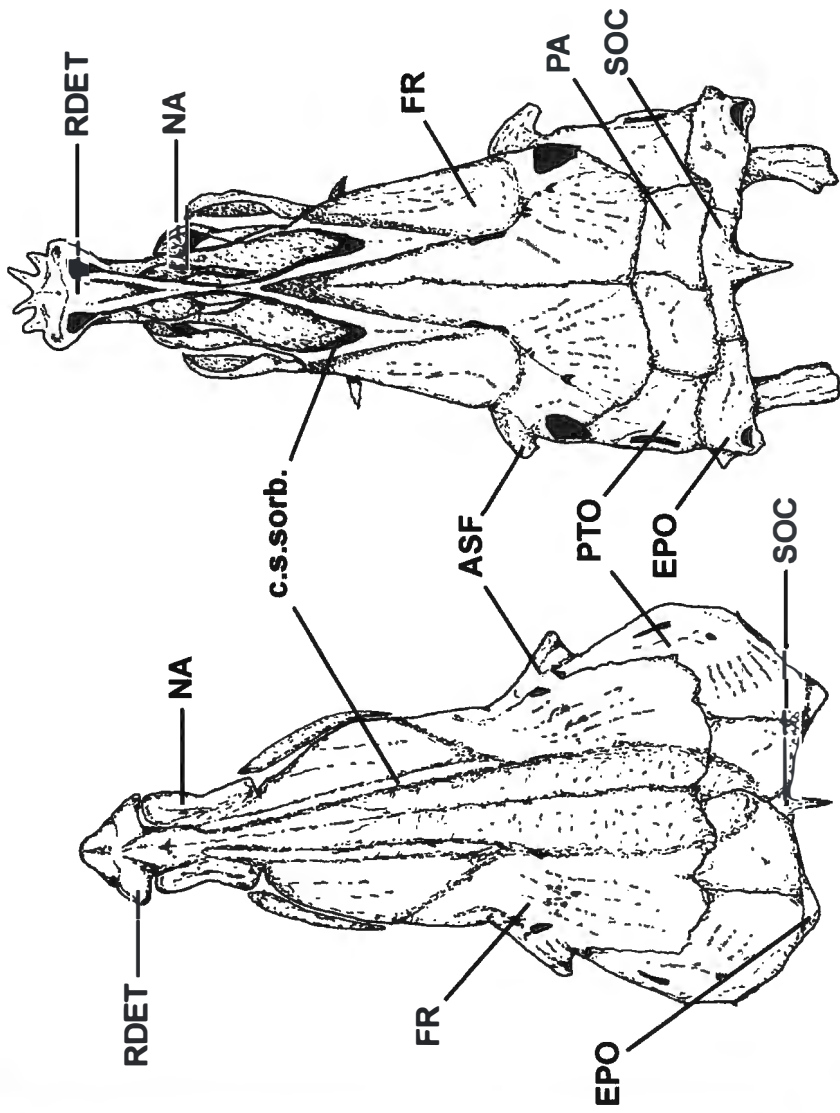
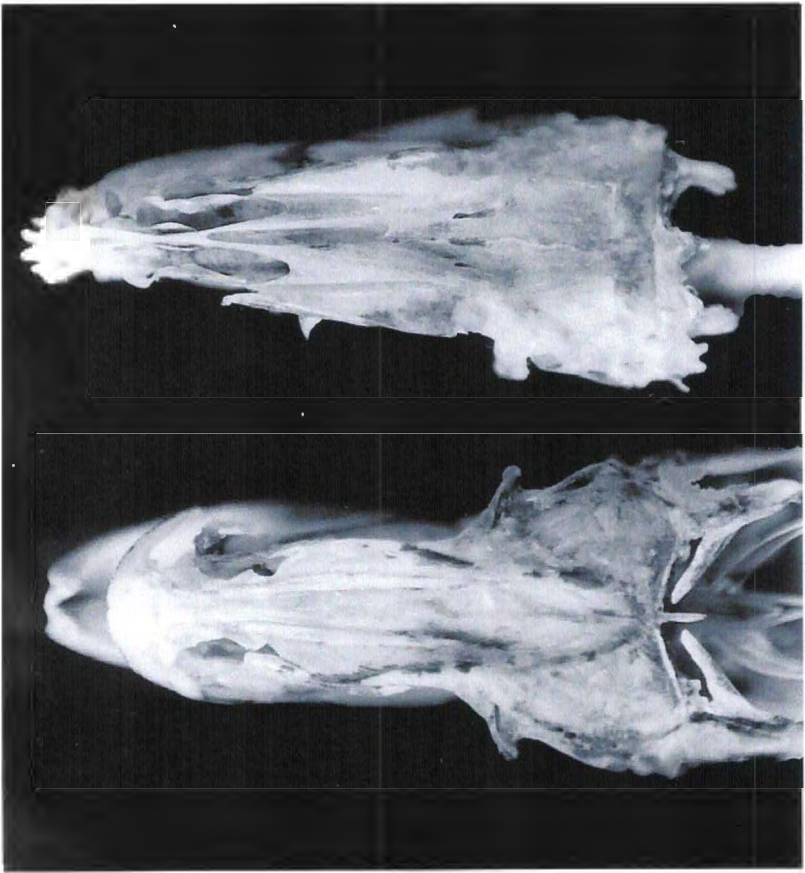


Figura 5: Teto craniano de *E. saurus* (esquerda) e *A. vulpes* (direita), em vista dorsal.

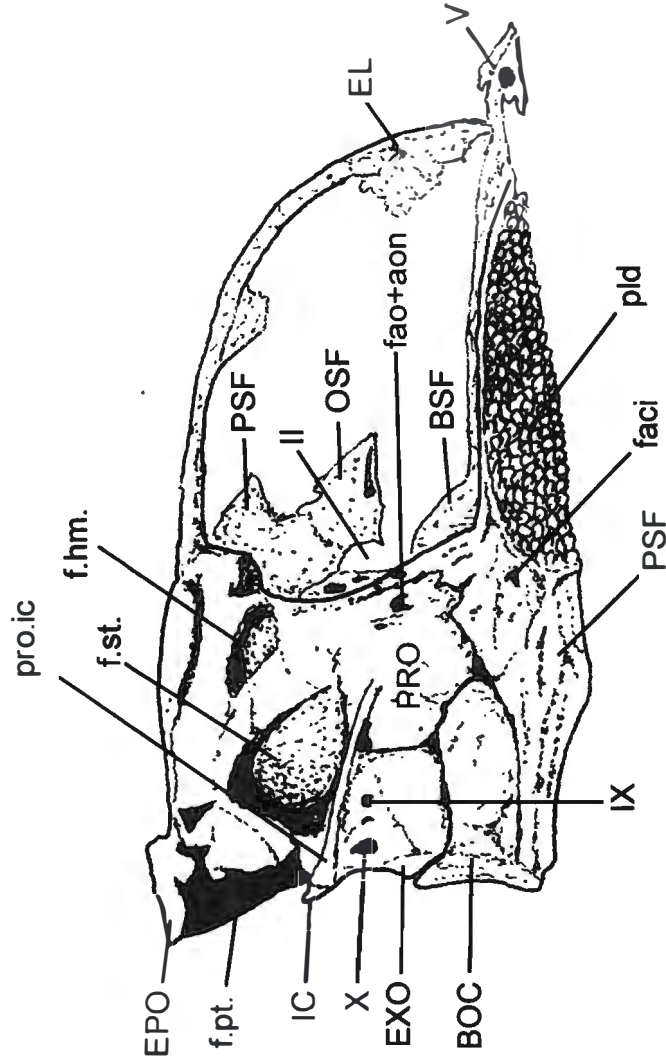


Figura 6: Neurocrânio de *B. latum*, vista lateral ( Pz UERJ 480).





Figura 7: Neurocrânio de *P. cearensis*, em vista lateral. A seta indica a localização da ponte pró-ótico/intercalar.

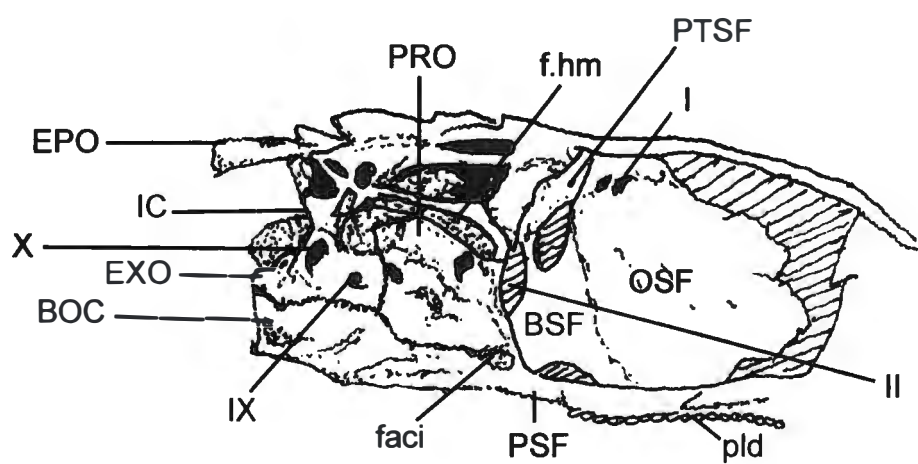


Figura 8: Neurocrânio de *A. vulpes*, em vista lateral.

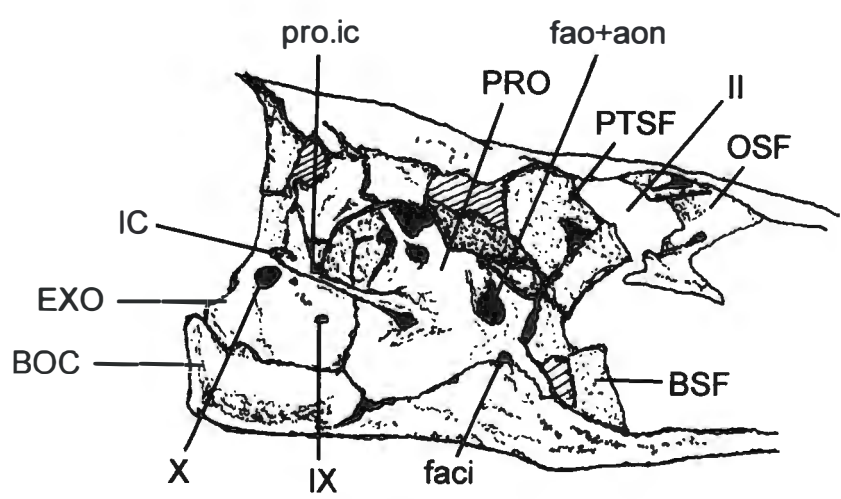


Figura 9: Neurocrânio de *E. saurus*, em vista lateral.



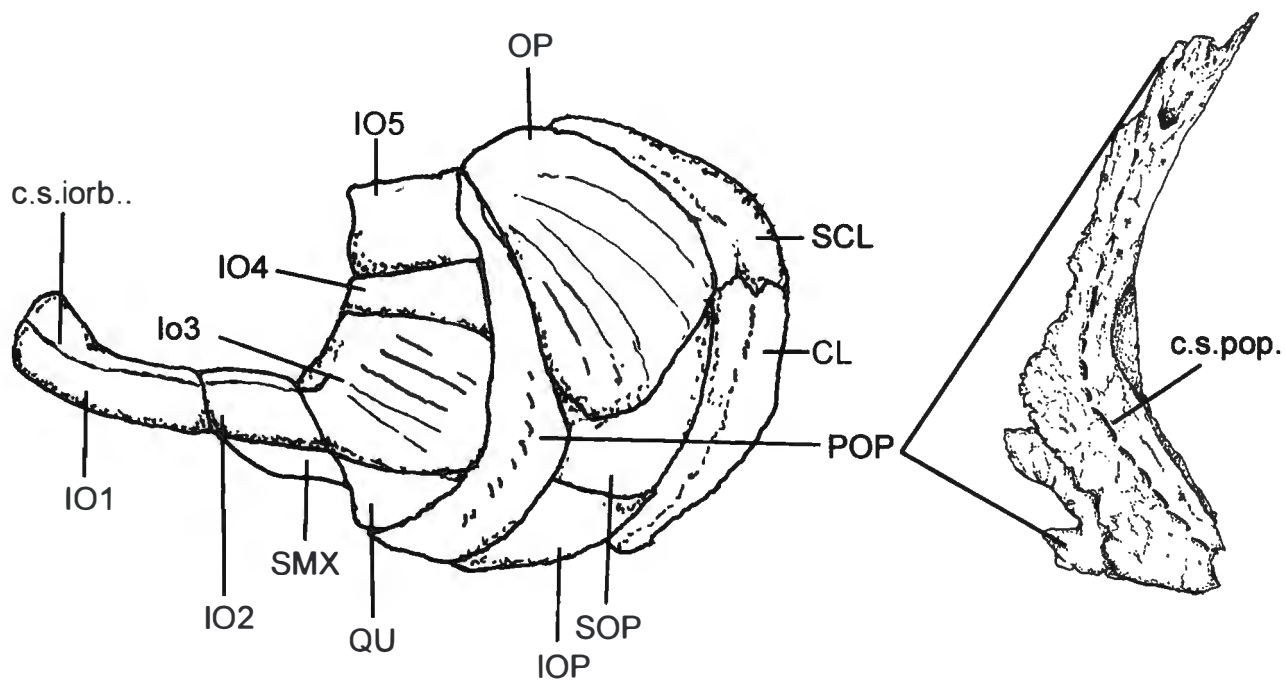


Figura 10: Série opercular e série infra-orbital de *B. latum*. Pré-opérculo em destaque.

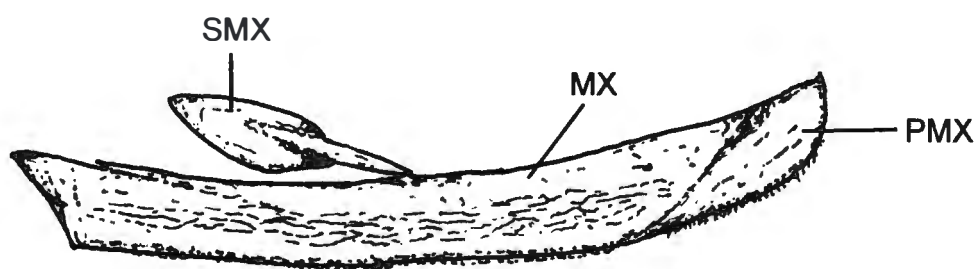


Figura 11: Maxila superior de *B. latum*.

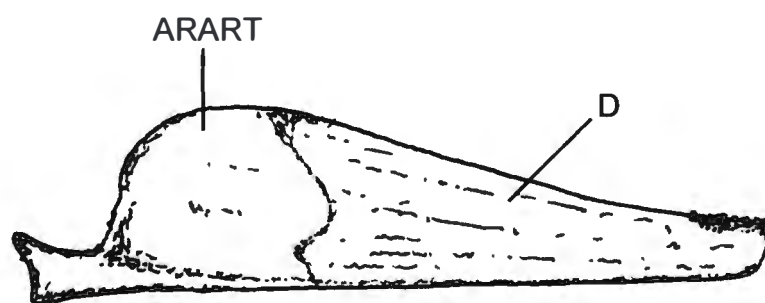


Figura 12: Mandíbula de *B. latum*.

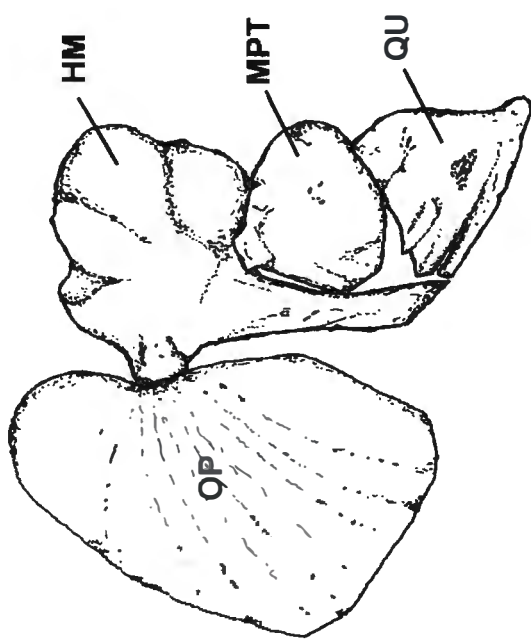


Figura 13: Reconstituição do suspensorium de *B. latum* (DGM 721-P).

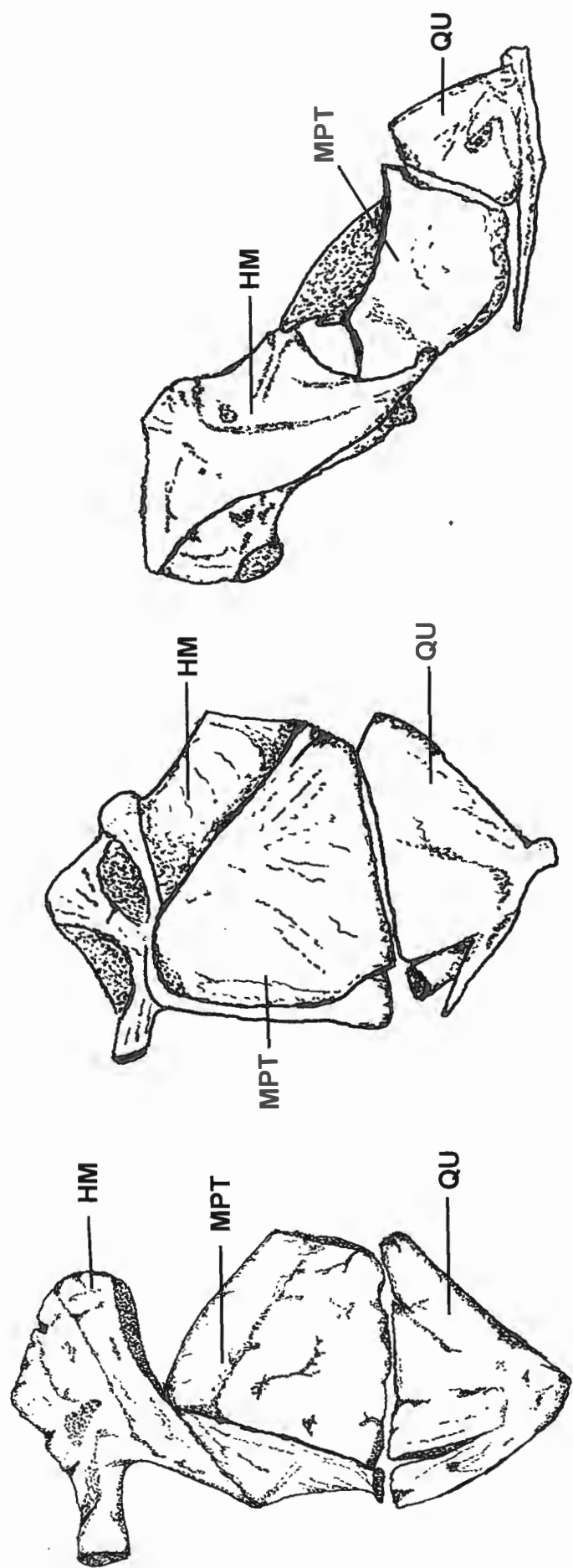


Figura 14: Suspensorium. Da esquerda para a direita: *P. cearensis*, *E. saurus* e *A. vulpes*.

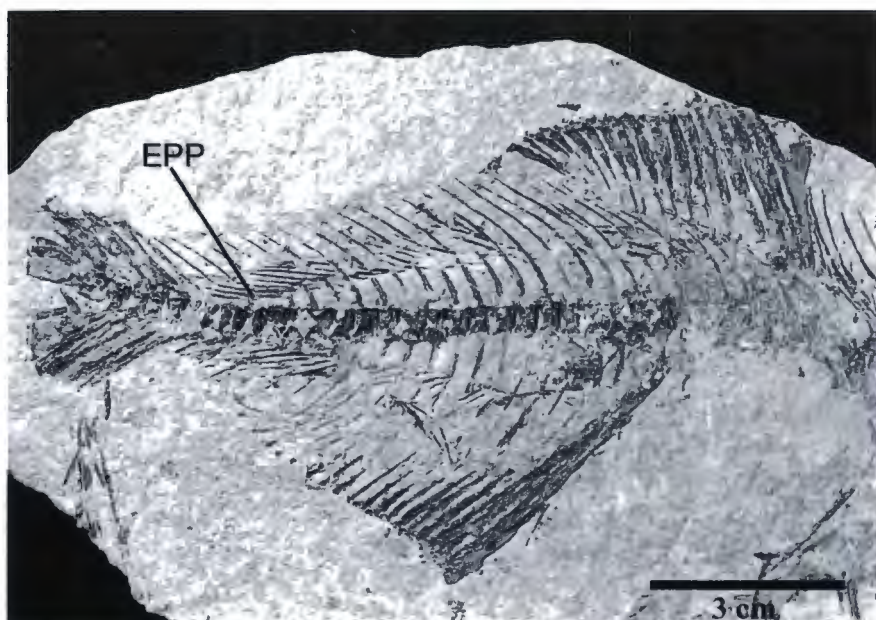
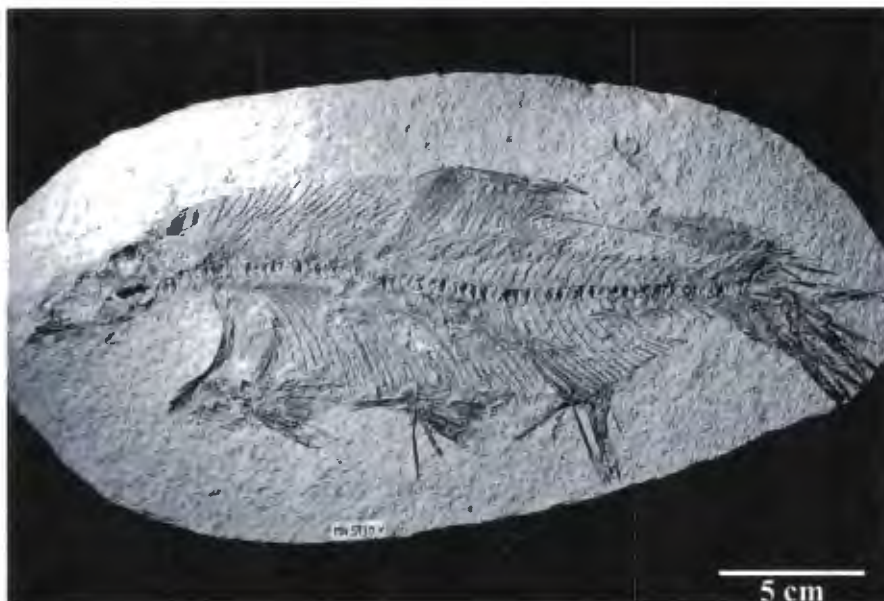


Figura 15: Coluna vertebral de *B. latum*. Fotografia superior: MN 5930-V; fotografia inferior: MN 5929-V. Ossos epipleurais em destaque.

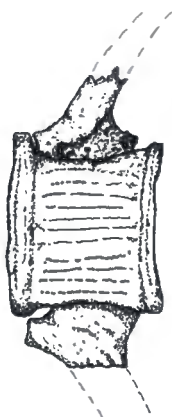


Figura 16: Detalhe da ornamentação de um centro vertebral de *B. latum*.



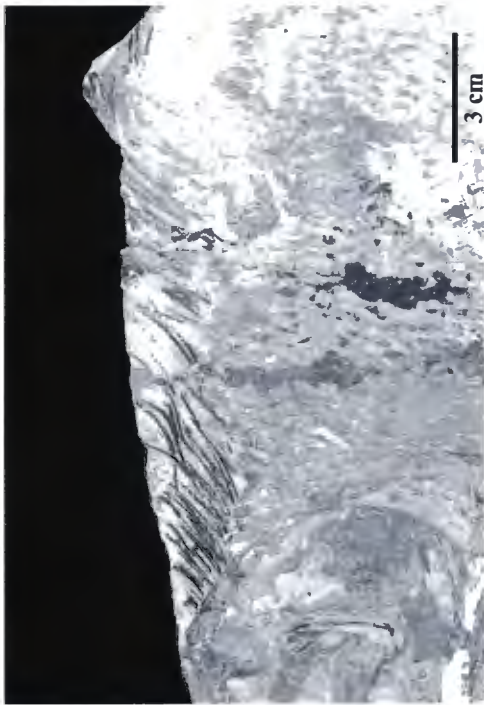
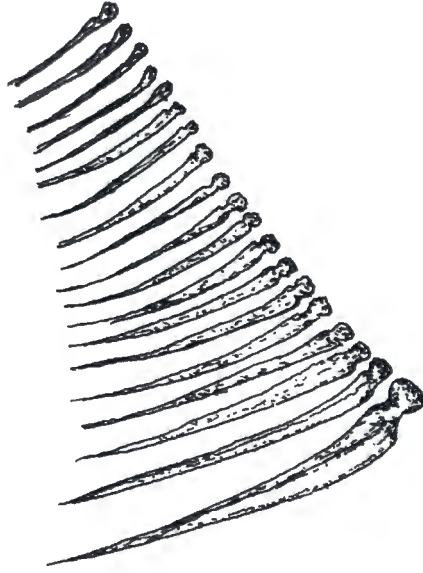


Figura 17: Ossos supraneurais e pterigóforos da nadadeira dorsal de *B. latum* (Pz. UERJ 481).



Figura 18: Pterigóforos da nadadeira anal de *B. latum* (MN 5929-V).



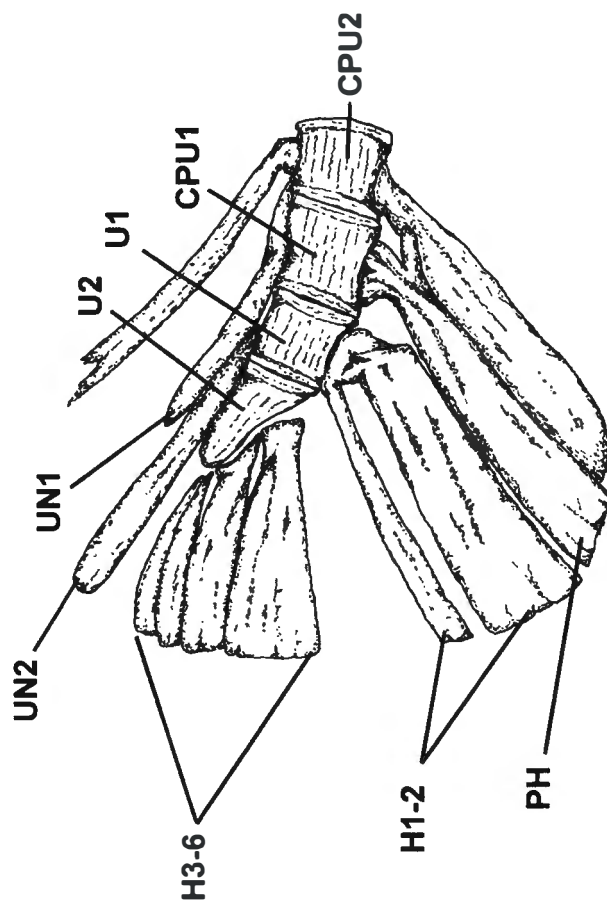
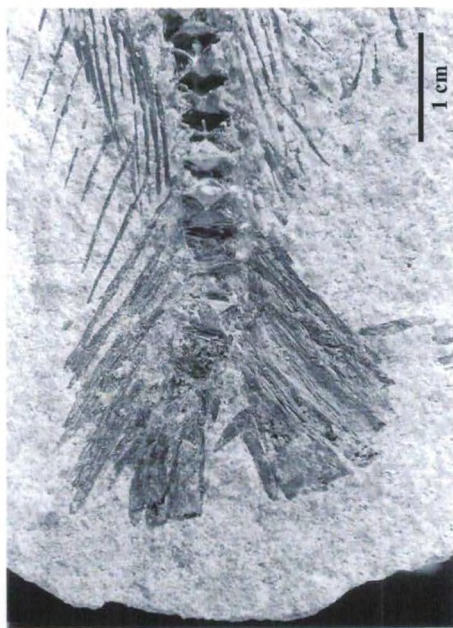


Figura 19: Reconstituição do esqueleto caudal de *B. latum*. Fotografia superior: MN 5929-V; fotografia inferior: PZ.UERJ 480.

